

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ РАПАНЫ

В.Ф.Чухчин



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

В. Д. Чухчин

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ РАПАНЫ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1970

592
Ч-96

УДК 594.3

Монография посвящена анатомии и гистологии хищного брюхо-гого моллюска *Rapana thomasi*. Проведен функциональный анализ каждой системы органов рапаны, для чего использованы данные автора по рапане и литературные данные по другим мурочидам.

Представляет интерес для зоологов, физиологов и студентов биологов.

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р
член-корреспондент АН УССР В. А. ВОДЯНИЦКИЙ

Редакция биологической литературы
Зав. редакцией В. Л. Щитковская

2-10-4

305 - 70М

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия наблюдается сближение морфологических и физиологических исследований. Функциональная морфология стремится познать единство формы и функции в целостном организме. В настоящее время большие достижения имеются в изучении функциональной морфологии органов движения позвоночных и беспозвоночных животных. Особенно больших успехов в последние годы достигла функциональная морфология тканей и клеток — гистофизиология и цитофизиология. Применение электронного микроскопа, цитохимических и других новейших методов исследования позволило изучить тонкое строение и разгадать функции многих клеточных органоидов — хондриосом, микросом, аппарата Гольджи, хромосом и т.д.

Функциональная морфология, развиваясь, проникает все в более и более тонкое строение клетки, вовлекая в круг своих исследований все большее количество зоологических объектов. Исследования по функциональной морфологии приобретают большое значение для эволюционной морфологии, эволюционной физиологии, а также для экологии.

Гистофизиологические исследования гоним важны при изучении экологии размножения животных, пищеварительной системы, при изучении экологии питания, а исследования эндокринных органов позволяют учитывать внутренние факторы, определяющие многие моменты биологии и экологии организмов — сезонные, суточные, нерестовые ритмы, миграции и т.д. Значение гистофизиологических исследований для экологии рыб показано Н.А. Гербильским (1957), впервые применившим термин "экологическая гистофизиология". Энтомологи связывают плодовитость насекомых с морфо-функциональным состоянием жирового тела и других органов, в которых откладываются запасные питательные вещества (Дарченко, 1940, 1956), и строят прогнозы численности сель-

скохозийственных вредителей по морфо-функциональному состоянию этих органов (Федотов, 1954).

Брюхоногие моллюски, широко распространенные в море, в пресных водах и на суше, обнаруживают большое разнообразие приспособлений к различным экологическим условиям; в последние десятилетия они привлекают внимание многих зоологов. Изучение внутреннего строения брюхоногих моллюсков проводилось как для разрешения неясных вопросов систематики и филогении моллюсков, так и для решения вопросов сравнительной морфологии и сравнительной физиологии. Исследования по морфологии брюхоногих моллюсков с применением функционально-анатомических и гистофизиологических подходов выполнялись исследователями многих стран. Многочисленные исследования английских зоологов Йонга, Мортонна, Фреттера, Грэхема привели к созданию обширной монографии "British prosobranch molluscs their functional anatomy and ecology (Fretter, Graham, 1962). Довольно подробный обзор работ по функциональной морфологии моллюсков представил Аллен (Allen, 1964). В Англии вышла "Physiology of Mollusca" (1964, 1966), отдельные главы которой написаны различными авторами. Много исследований посвящено развитию брюхоногих моллюсков. Среди многочисленных работ по морфологии, гистофизиологии, цитохимии развития моллюсков нельзя не упомянуть обширную монографию голландского эмбриолога Равена /Raven, 1960/, обобщающую все вышедшие ранее работы. Относительно небольшое количество работ освещает отдельные стороны строения моллюсков семейства Muricidae. Многие вопросы морфологии мурицид остаются не изученными. У представителей сем. Muricidae обнаруживаются различия в способе питания, строении пищеварительной системы и других органов. Поэтому изучение функциональной морфологии рапаны может способствовать пониманию эволюции мурицид и эволюции у них тех или иных систем органов. Изучение морфологии рапаны представляет интерес в связи с тем, что мурициды являются моллюсками, имеющими важное экономическое значение. К ним относятся: американский сверлильщик *Urosalpinx cinerea*, причиняющий огромный ущерб устричным хозяйствам в Америке и Европе, *Murex erinaceus* и *Nucella lapillus*, уничтожающие устриц и других промысловых моллюсков, и рапана, которая уничтожает промысловых моллюсков в дальневосточных морях и в Черном море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по *Rapana tharsiana* Crossе собирали в Севастопольской бухте. Тело моллюсков извлекали после осторожного разбивания раковины. Вскрывали живых моллюсков в ванночке с морской водой или фиксированных формалином. Для изучения тонкой анатомии органов готовили серии срезов на замораживающем микротоме с полупроводниковым термостолком ТОС-І. Кусочки органов фиксировали жидкостями Буэна, Ценкера, Шампи, Карнуа, проводили через спирты, ксилол или толуол и заливали в парафин. Срезы толщиной 5-7 мк готовили на салазочном микротоме и окрашивали железным гематоксилином Гайденгайна, гематоксилином Гомори, эозином, фуксином Альтмана и многоцветно по Маллори. Нейросекреторные элементы выявляли паральдегид-фуксином Гомори. Для определения локализации в тканях некоторых веществ применялись гистохимические методы. Липиды выявляли окрашиванием суданом Ш и осмиевой кислотой, гликоген - окрашиванием йодом, кислые мукополисахариды - при помощи ШИК-реакции и окрашивания толуидиновым синим, белки - ксантопротеиновой и нингидриновой реакциями. Кальций выявляли методом Кретена с галловой кислотой и триоксиметиленом, каротиноиды - по реакции с концентрированной серной кислотой и йодом, липофусцины - по реакции Шморля с хлорным железом и железосинеродистым калием, мочевую кислоту - по мурексидной реакции, энтероамин - по хромаффиновой реакции и реакции с йодатом калия.

Гистохимические реакции проводили на замороженных срезах свежего или фиксированного 10%-ным формалином материала, иногда на парафиновых срезах.

Развитие рапаны изучали в проточном аквариуме. Дробление и эмбриональное развитие наблюдали на живых яйцах под стереоскопическим микроскопом МБС-1 и под обычным микроскопом при большом увеличении. Гистохимическими методами изучалось распределение в недробящихся и дробящихся яйцах липидов, гликогена, пероксидазы (бензидиновым методом) и цитохромоксидазы (с помощью НАДН-реакции). Личинки рапаны на поздних стадиях развития вылавливали планктонной сеткой в Севастопольской бухте. Выловленных личинок, а также личинок, полученных из коконов, содержали в небольших чашках и кормили культурами перидиниевых водорослей *Prochlorocentrum* и *Ehreviella*, а также мелких жгутиковых водорослей. Молодым рапанам после оседания и метаморфоза в качестве корма давали молодь мидий.

Для получения гистологических срезов личинки и эмбрионы рапаны фиксировались жидкостями Ценкера, Шампи и Буэна. После промывания в воде их помещали по несколько штук в каплю куриного белка на бумагу, которая затем переносилась в 70°-ный спирт. Белок быстро сворачивался и мелкие объекты оказывались заключенными в плотную белковую массу, с которой легче было совершать последующие операции - проведение через спирты и заливку в парафин. Ранние эмбрионы богаты желтком и содержат твердые белковые гранулы, которые затрудняют резку парафиновых ^{блоков} ~~белков~~, поэтому их заливали в целлоидин - парафин по Роскину. Молодые личинки (из коконов) и поздние (планктонные) заливались в парафин обычным способом. Из залитых блоков с личинками и эмбрионами готовили серии срезов толщиной 5 мк, которые окрашивали гематоксилином Гомори и многоцветно по Маллори.

При изучении экскреторных органов личинки рапаны помещали в раствор нейтрального красного, кармина и индиго-кармина, а для изучения ресничных токов и внутриклеточного пищеварения - во взвесь туши.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ПО ЭКОЛОГИИ РАПАНЫ

Рапана вселилась в Черное море относительно недавно из Японокого или Желтого морей. Раковина ее очень сходна с раковиной особей, встречающихся в южной части Японокого моря. Однако в литературе, посвященной систематике моллюсков, по вопросу систематического положения япономорской формы рапаны имеются разногласия. Одни авторы (Sowerbi , 1930; Закс, 1933; Галкин и Скарлато, 1955) считали ее *Rapana bezoar* L., другие (Tryon , 1880; Yen , 1942) – подвидом *R.bezoar* var.*thomasi*ana Crosse и, наконец, третьи (Разин, 1934; Hirasе , 1934; Kira , 1959) – самостоятельным видом *R. thomasi*ana Crosse . В недавно вышедшей статье А.Н.Голиков и Я.И.Старобогатов (1964) отмечают, что различия в скульптуре раковины *R.bezoar* и *R. thomasi*ana имеют характер видовых и поэтому черноморскую рапану, как и япономорскую форму, следует считать *R.thomasi*ana . Она обитает в южной части Японского моря, в Желтом и Восточно-Китайском морях, а *R.bezoar* обитает южнее, в Южно-Китайском море.

В Черном море рапана впервые была обнаружена в 1947 г. в Новороссийской бухте (Драпкин, 1953). Позже она широко распространилась по Черному морю; в 1950 г. рапана достигла района Батуми, а в 1952 г. – Крыма, где была обнаружена у Балаклавы, возле Мисхора (Драпкин, 1956) и Ялты (Воронцов, 1954). В 1956 г. ее нашли у берегов Румынии и Болгарии (Абаджиева, 1957), а в 1959 г. – у берегов Турции, в районе Трабзона (Fischer -Piette, 1960). В 1961 г. рапана была найдена в северо-западной части Черного моря (Иванов, 1961а). Таким образом, к настоящему времени рапана распространилась по всему Черному морю. В 1956 г. она была зарегистрирована в Азовском море (Костюченко, Назаренко, 1960).

Рапана – хищник, она уничтожает в большом количестве различных пластинчатожаберных моллюсков. Вселившись в Черное море, она произвела большие опустошения. Так, на Гудаутской устричной банке, имевшей до того промысловое значение (Старк, 1950), устрицы и другие мелкие моллюски были полностью уничтожены. Уничтожает рапана в большом количестве промысловых моллюсков

и на Дальнем Востоке (Разин, 1934). В Черном море рапаны начинают размножаться в возрасте двух лет (Чухчин, 1961а). Летом, в июне - сентябре, самка откладывает большое количество кожистых коконов, в которых яйца развиваются до сформированной личинки, которая выходит затем в планктон. Наличие пелагической личинки, длительное время пребывающей в планктоне, способствовало широкому расселению рапаны по Черному морю (Чухчин, 1957).

Интенсивность роста черноморских рапан зависит в первую очередь от обеспеченности их кормом. В первые годы после вселения наблюдается интенсивный рост моллюсков, позже, после уничтожения рапаной пищевых объектов, отмечается резкое снижение темпа роста, уменьшение размеров половозрелых особей, угнетение, выражающееся в необычайном истощении их мягкого тела (Чухчин, 1961; Иванов, 1961б).

Рапана ^{мгновенно}отмечается высокой стойкостью к неблагоприятным условиям, что, вероятно, также способствовало бурному ее развитию в Черном море. При содержании в аквариуме она очень неприхотлива и может длительное время переносить недостаток кислорода. В море рапана часто встречается в загрязненных бухтах.

ВНЕШНЕЕ СТРОЕНИЕ РАПАНЫ

Тело рапаны заключено в массивную правозакрученную турбо-спиральную раковину с большим последним оборотом. Устье раковины овальное, нижний конец ее вытянут в короткий сифональный канал (рис. 1). Пупок щелевидный, может отсутствовать. Раковина рапаны достигает 15-18 см, но обычно встречаются более мелкие особи. Скульптура раковины представлена сильно утолщенными частыми спиральными ребрами, разделенными узкими желобками. На последнем обороте 3-4 ребра выделяются более крупными размерами. На первом высоком ребре, расположенном на плечевом перегибе последнего оборота, а также на плечевом перегибе предыдущих оборотов имеются короткие шипы. На втором высоком ребре, а иногда и на других ребрах шипы намечаются в виде маленьких бугорков. Иногда шипы на первом плечевом ребре могут заменяться бугорками. Рисунок раковины небогат. Цвет основного фона раковины светло-серый. На спиральных ребрах проходит ко-

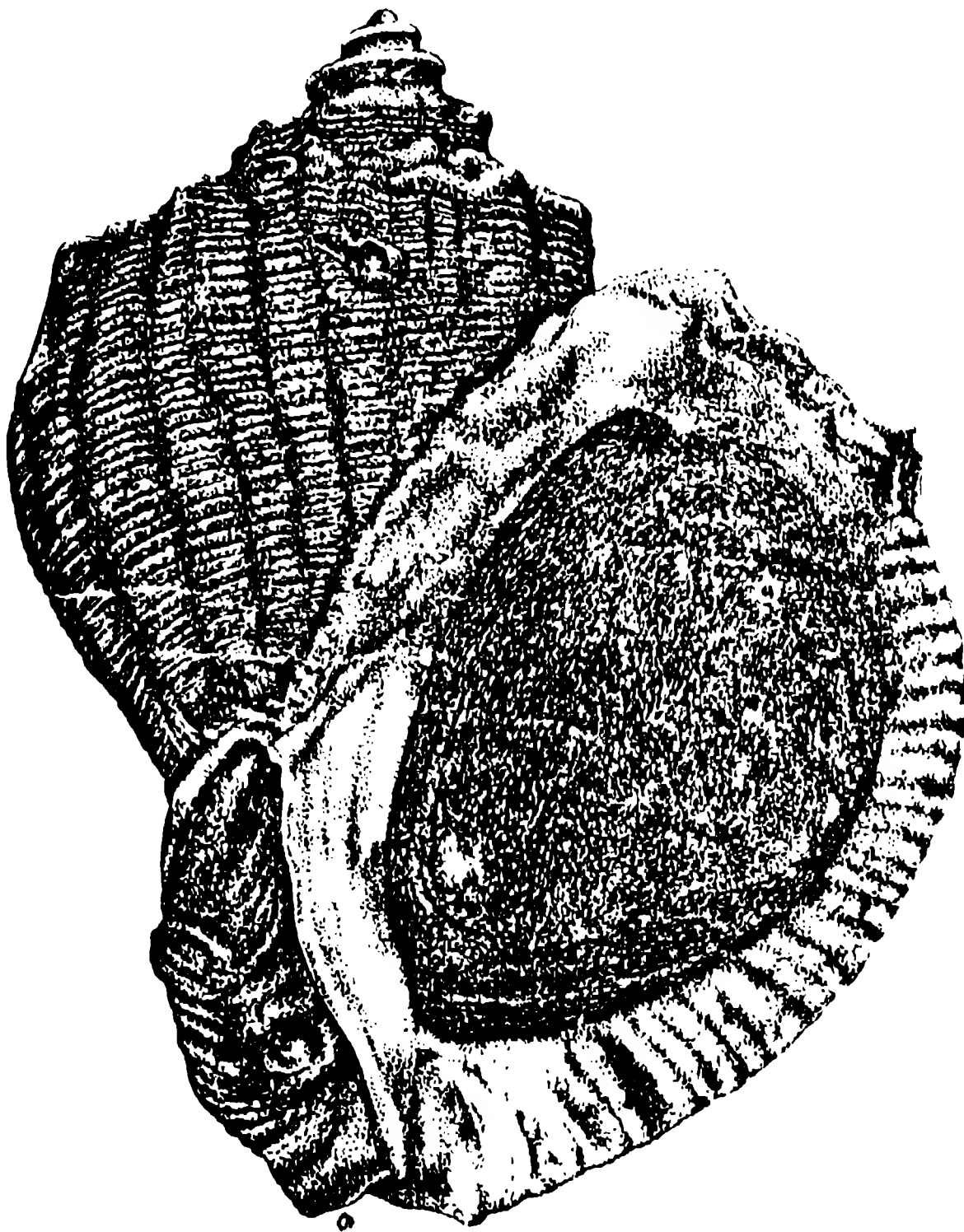


Рис. I. Раковина рапаны.

ричевые прерывающиеся полосы. Внутренняя поверхность устья раковины половозрелых моллюсков покрыта оранжевым слоем, который у молодых рапан отсутствуют.

Мягкое тело рапаны состоит из висцерального мешка, содержащего внутренние органы, головы и ноги. От небольшой головы отходят вперед два широких у основания и заостряющихся на вершине щупальца. На середине высоты щупалец, с внешней их стороны, сидят глаза. Под щупальцами помещается ринхостом, из которого наружу может высовываться длинный хобот. Нога рапаны очень массивная, тупо заканчивается спереди и сзади, задний конец ее

несколько расширен и несет роговую крышечку; нижняя уплощенная поверхность ноги представляет ползательную подошву. На подошве у переднего края ноги проходит педальная борозда, вокруг которой размещается передняя педальная железа. Немного дальше имеется круглое отверстие, ведущее в полость вентральной педальной железы.

Висцеральный мешок, подобный раковине, асимметрично закручен в правую сторону. Сквозь его покровы после удаления раковины спереди на последнем обороте просвечивают мантийные органы, а сзади — перикардий, почка и нефридиальная железа (рис. 2а), на последующих оборотах — гонада и пищеварительная железа (рис. 2б, в). От основания висцерального мешка до второго оборота спирали по внутренней стороне мешка тянется плотный беловатый колюмеллярный мускул, который прикрепляется к столбику раковины.

Последний оборот висцерального мешка окружен большой кожной складкой — мантией, прикрывающей мантийную полость, дно которой образовано стенками тела.

В мантийной полости на внутренней поверхности мантии лежат органы мантийного комплекса: ктенидий, осфрадий, гипобранхиальная железа, прямая кишка и железистый половой проток. Ктенидий занимает левую половину потолка мантийной полости и состоит из многочисленных треугольных жаберных лепестков. Темный осфрадий лежит на левой стороне мантии у основания сифона и образует два ряда маленьких листочков по обе стороны светлой оси. Гипобранхиальная железа находится в правой части мантийной полости и состоит из трех отделов — двух боковых слизистых и среднего пурпурного. Правый край мантии утолщен в виде валика, сверху на валике лежит правый слизистый отдел гипобранхиальной железы, под ним проходит прямая кишка, а глубже, занимая почти всю толщу валика, располагается железистый половой проток. В борозде между валиком и левым слизистым отделом гипобранхиальной железы помещается пурпурный отдел гипобранхиальной (рис. 3). Последний у живых рапан окрашен в молочно-белый цвет, а после смерти становится фиолетовым.

На задней стенке мантийной полости расположено почечное отверстие. Передний край мантии вытягивается в два гребешка, образующих небольшой вырост — сифон, через который вода поступает в мантийную полость.

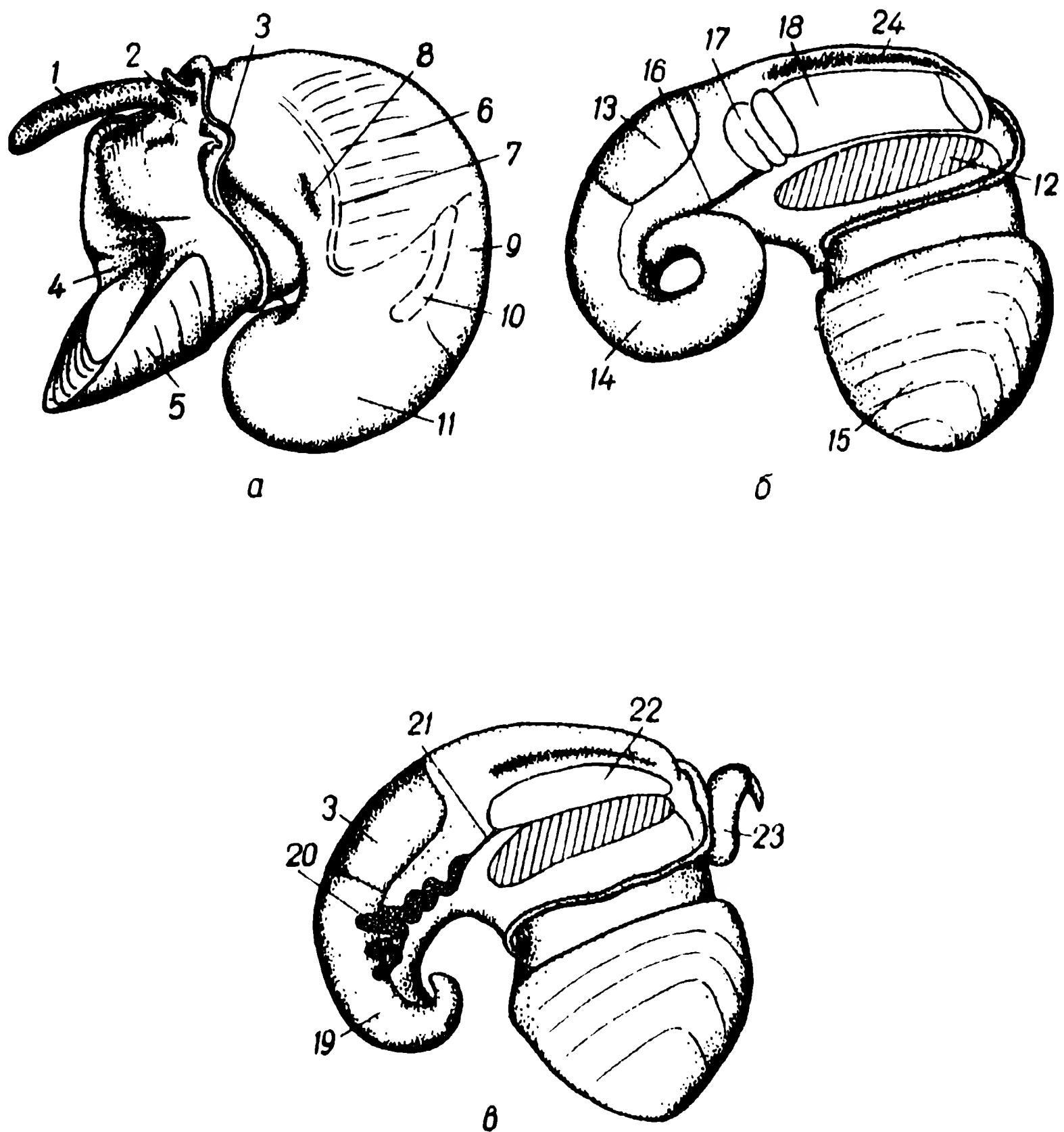


Рис. 2. Общий вид рапаны с удаленной раковиной:

а - вид с правой стороны, б - вид с левой стороны, самка, в - то же, самец; 1 - хобот, 2 - щупальца, 3 - сифон, 4 - нога, 5 - крышечка, 6 - ктенидий, 7 - жаберная вена, 8 - осфрадий, 9 - почка, 10 - нефридиальная железа, 11 - пищеварительная железа, 12 - колюмеллярный мускул, 13 - почка, 14 - яичник, 15 - крышечка, 16 - яйцевод, 17 - белковая железа, 18 - капсульная железа, 19 - семенник, 20 - vesicula seminalis, 21 - vas deferens, 22 - простата, 23 - penis, 24 - гипобранхиальная железа.

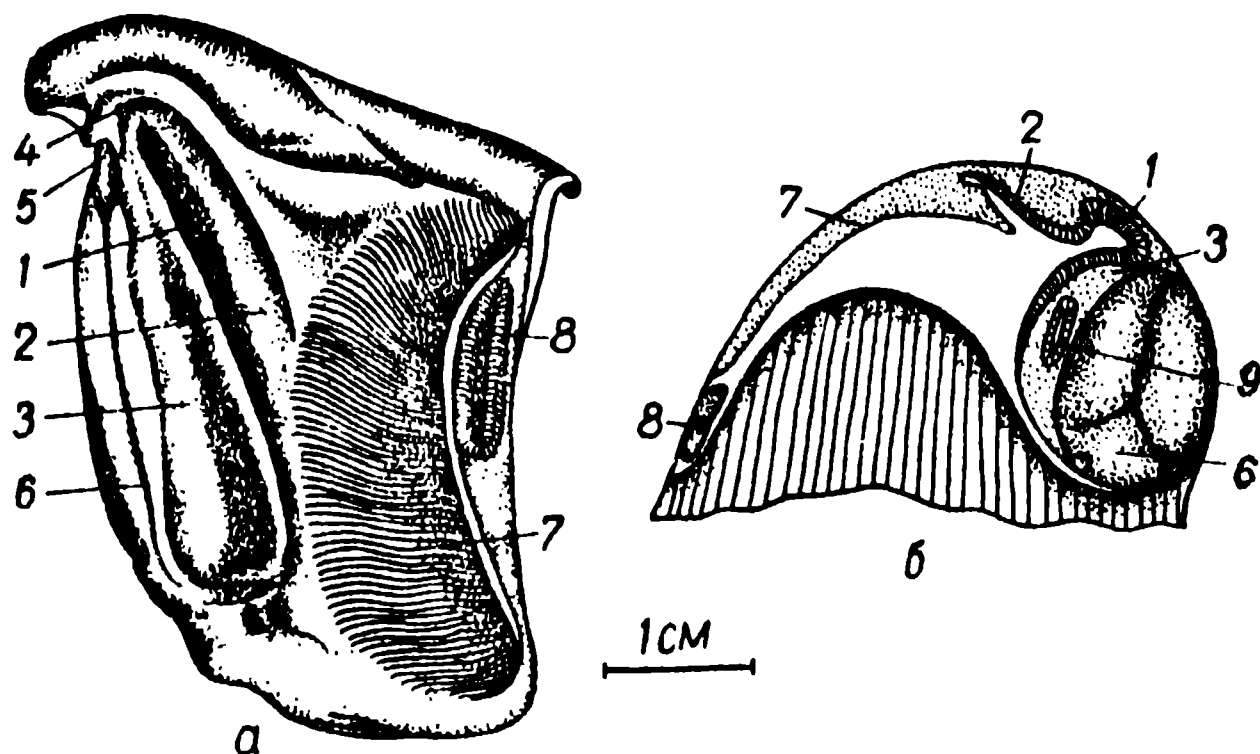


Рис. 3. Мантия с мантийными органами:

а - вид с внутренней стороны мантии, б - поперечный разрез мантийной полости; 1 - пурпурный отдел гипобранхиальной железы, 2 - левый слизистый отдел гипобранхиальной железы, 3 - правый слизистый отдел гипобранхиальной железы, 4 - анальное отверстие, 5 - половое отверстие, 6 - капсульная железа, 7 - ктенидий, 8 - осфрадий, 9 - кишка.

НАРУЖНЫЕ ПОКРОВЫ РАПАНЫ

Гистология и гистохимия

Снаружи тело рапаны покрыто однослойным эпителием, под которым лежит слой соединительной ткани, пронизанной большим количеством мышечных волокон. Эпителий наружных покровов рапаны богат железистыми элементами и состоит из ресничных эпителиальных, мукозных, железистых протеиновых и гранулярных и базофильных клеток.

Высота эпителия боковой поверхности ноги и головы достигает 14-16 мк. По наружному краю эпителия проходит тонкая светлая кайма с поперечной исчерченностью, от нее отходят много-

численные короткие реснички. Внутренний край эпителия отграничен от соединительной ткани тонкой, очень неровной базальной мембраной, которая часто бывает зубчатой. Эпителиальные ресничные клетки цилиндрические или треугольные, с узким основанием, зажатые железистыми клетками. Овальное или овально-удлиненное ядро, размером 8-10 мк, лежит в центре или верхней части эпителиальных клеток. Цитоплазма эпителиальных клеток боковой поверхности ноги и головы в апикальной части заполнена мелкими черными пигментными гранулами.

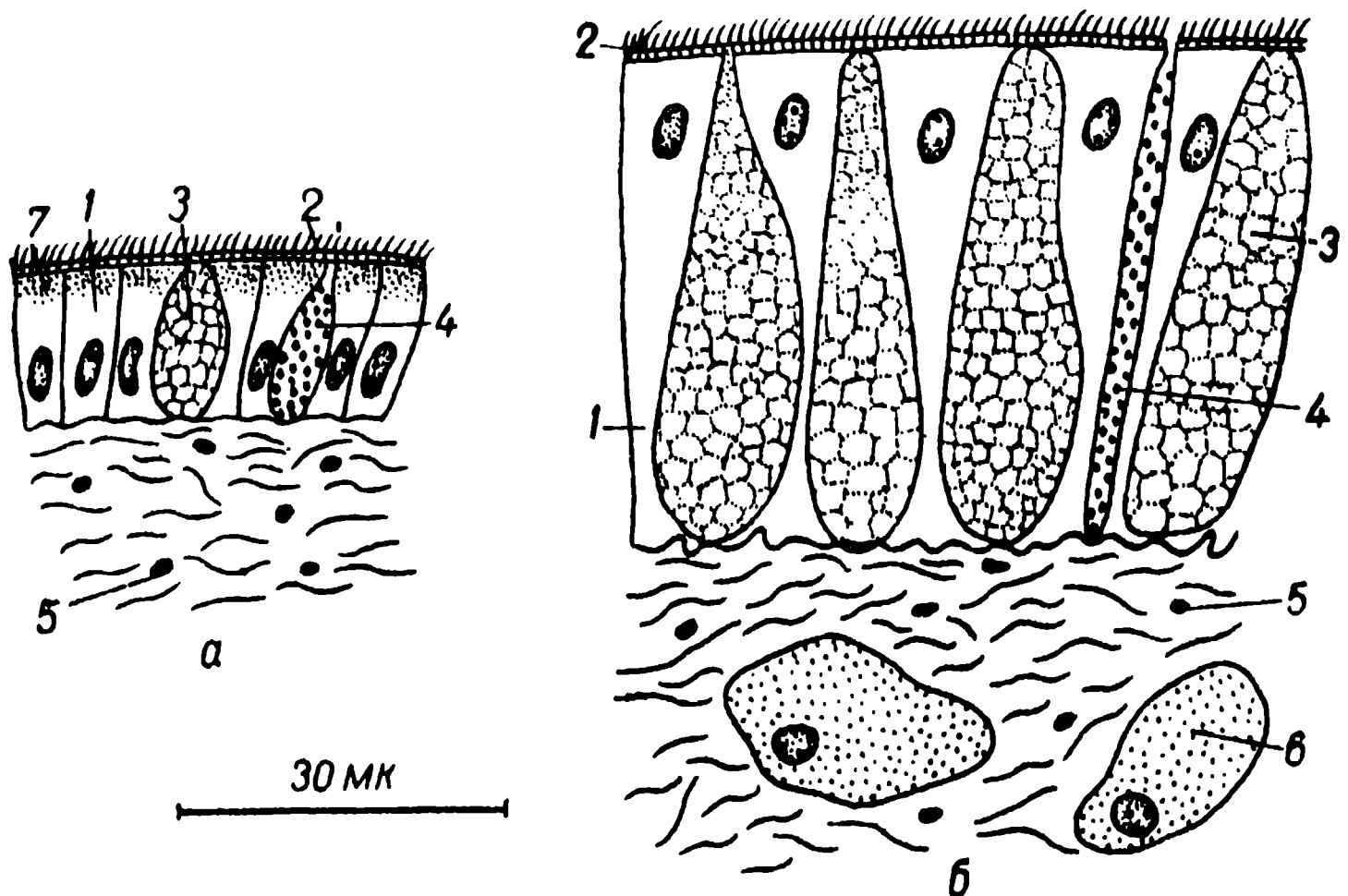


Рис. 4. Гистологическое строение боковой поверхности и подошвы ноги:

а - эпителий боковой поверхности ноги, б - эпителий подошвы ноги; 1 - эпителиальные клетки, 2 - бороздчатая каемка, 3 - мукусные клетки, 4 - фуксинофильные гранулярные клетки, 5 - ядра соединительнотканых клеток, 6 - субэпителиальные железистые клетки, 7 - пигментные гранулы.

Гранулярные клетки эпителия ноги и головы имеют удлиненную или овальную форму и заполнены круглыми гранулами, разме-

ром около 1 мк, которые интенсивно окрашиваются кислым фуксин-ом. Мукусные клетки овальной или бокаловидной формы заполнены секретом, который окрашивается метакроматически толуидиновым синим и дает положительную ШИК-реакцию на полисахариды. Ядро мукусных клеток прижато секретом к базальному концу клетки. Белковые клетки по внешнему виду сходны с мукусными, но не окрашиваются толуидиновым синим и не дают ШИК-реакции, они интенсивно окрашиваются гематоксилином и анилиновым синим по Маллори и дают гистохимические реакции на белки (ксантопротеиновую и нингидриновую).

Количество и соотношение разного типа железистых клеток на отдельных участках тела рапаны может быть различным. Железистые элементы эпителия подошвы ноги состоят почти полностью из мукусных клеток, а фуксинофильные и белковые клетки встречаются довольно редко. Белковые, а также фуксинофильные клетки встречаются в основном на боковой поверхности ноги и голове, причем на боковой поверхности ноги по мере удаления от подошвы их становится больше, а мукусных клеток меньше.

Помимо эпителиальных железистых элементов и ружные покровы рапаны имеют субэпителиальные железистые клетки. Особенно богата ими подошва ноги. Субэпителиальные железистые клетки имеют овальную или неправильную форму и достигают 20–30 мк. Иногда на препаратах видны длинные узкие протоки, идущие от этих клеток к поверхности эпителия. Овальное или округлое ядро субэпителиальных клеток, размером 5–7 мк, лежит в центре или у края клетки. Цитоплазма их заполнена мелкими гранулами, окрашивающимися анилиновым синим по Маллори и гематоксилином. Субэпителиальные железистые клетки не дают ШИК-реакции и не окрашиваются толуидиновым синим. Их секрет имеет, по-видимому, белковую природу.

На подошве ноги рапаны субэпителиальные железистые клетки образуют два железистых комплекса — переднюю pedalную и вентральную pedalную железы.

Передняя pedalная железа состоит из гроздьев клеток различной формы размером 40–50 мк, лежащих в соединительной ткани по бокам передней pedalной борозды, тянущейся вдоль переднего края ноги (рис. 5), от клеток отходят длинные протоки, открывающиеся наружу между эпителиальными клетками передней pedalной борозды.

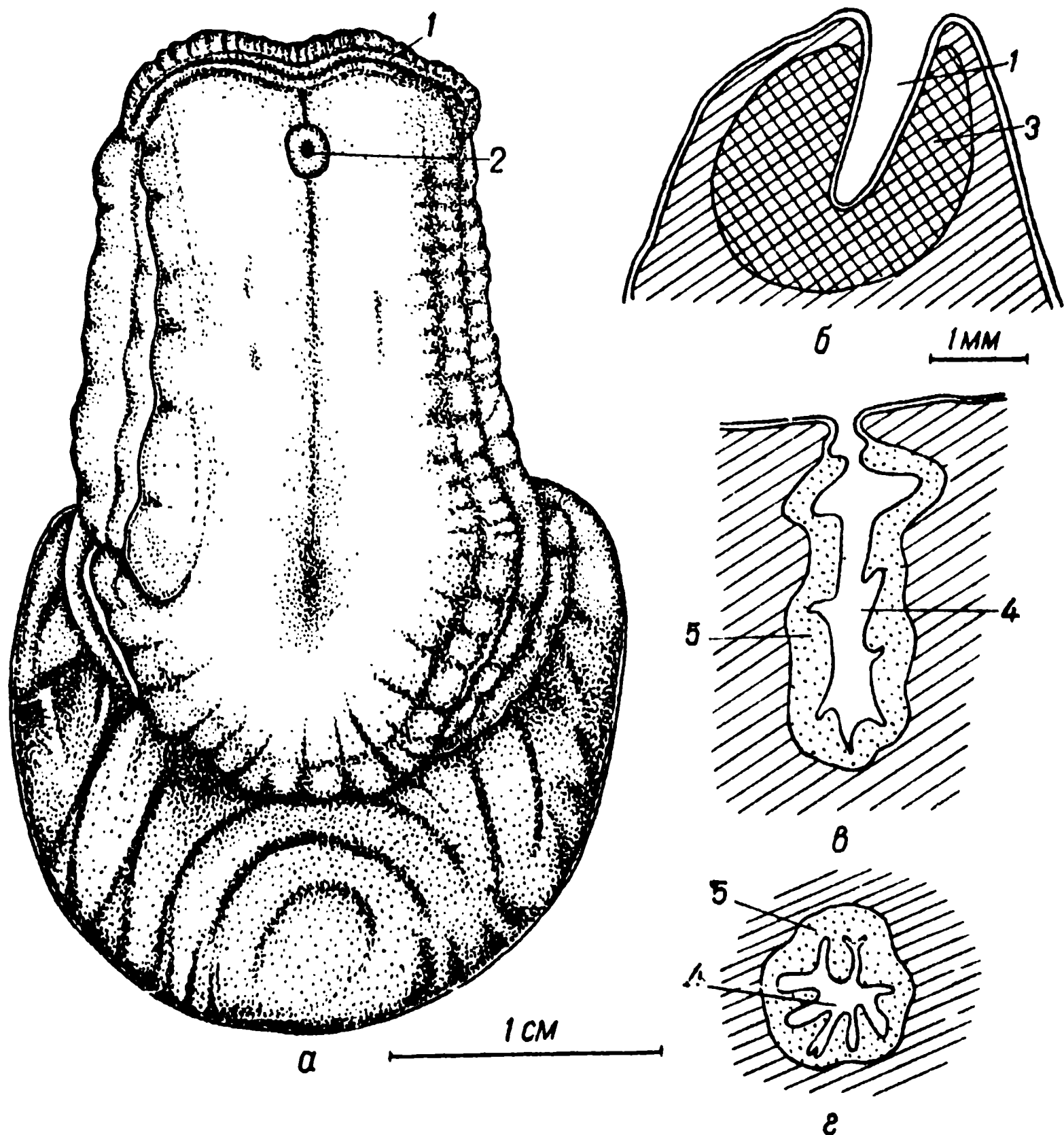


Рис. 5. Педальные железы рапаны:

а - подошва ноги рапаны, самка, б - передняя педальная железа (поперечный разрез), в - вентральная педальная железа (продольный разрез), г - то же (поперечный разрез); 1 - передняя педальная борозда, 2 - наружное отверстие вентральной педальной железы, 3 - передняя педальная железа, 4 - полость вентральной педальной железы, 5 - вентральная педальная железа.

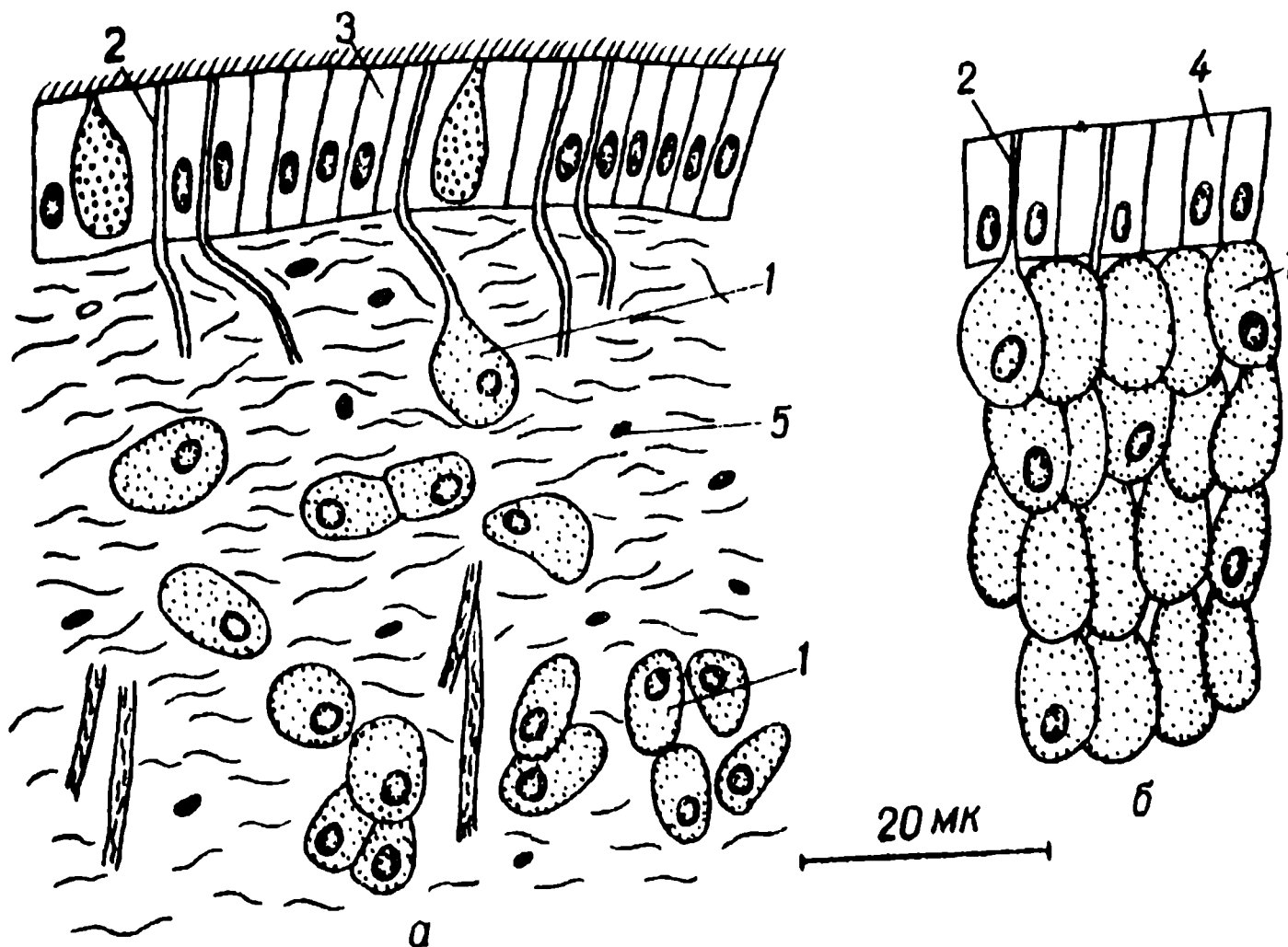


Рис. 6. Гистологическое строение педалных желез:

а - передняя педалная железа, б - вентральная педалная железа; 1 - железистые клетки, 2 - протоки железистых клеток, 3 - эпителий передней педалной борозды, 4 - эпителий полости вентральной педалной железы, 5 - ядра соединительнотканых клеток.

Клетки передней педалной железы заполнены мелкими гранулами, которые, как и остальные субэпителиальные железистые клетки, не дают ШИК-реакции, не окрашиваются толуидиновым синим и обнаруживают гистохимические реакции на белки. Но, в отличие от других субэпителиальных железистых клеток, клетки передней педалной железы окрашиваются кислым фуксином.

Вентральная педалная железа встречается только у самок и представляет глубокое впячивание со складчатыми стенками, которое заканчивается наружным отверстием. Железа располагается в передней части подошвы. Складки вентральной педалной железы выстланы невысокими узкими цилиндрическими клетками с уд-

линными ядрами; между этими клетками проходят протоки субэпителиальных клеток, нижняя граница эпителиальных клеток почти не заметна (рис. 6, б). Под эпителием лежит плотный слой железистых клеток, окружающих полость железы со всех сторон. Клетки неправильной формы, размером 10-14 мк, плотно прилегают друг к другу. Почти круглое ядро, размером 7-8 мк, занимает значительную часть клетки. Цитоплазма заполнена мелкими гранулами, окрашивающимися анилиновым синим и гематоксилином и дающими гистохимические реакции на белки.

Мантия моллюсков выполняет важную физиологическую функцию, она участвует в образовании раковины.

Поверхность мантии, обращенная внутрь мантийной полости, выстлана эпителием, по внешнему виду сходным с эпителием остальных покровов тела. Эпителий имеет бороздчатую каемку и базальную мембрану, высота его 40-50 мк. Треугольные ресничные клетки зажаты железистыми клетками и содержат черные пигментные гранулы. Железистые клетки эпителия представлены большими овальными или бокаловидными белковыми и узкими гранулярными фуксинофильными клетками. Мукусные клетки в эпителии внутренней поверхности мантии отсутствуют. Под эпителием в соединительной ткани мантии лежат субэпителиальные белковые железистые клетки.

При переходе от внутренней поверхности мантии к внешней у края ее отмечена резкая граница. Здесь фуксинофильные и белковые клетки, интенсивно окрашивающиеся по Маллори, исчезают, и дальше идет слабо окрашивающийся эпителий наружной поверхности мантии, который можно разделить на две зоны - зону высоких узких клеток и зону кубического эпителия. Первая зона располагается у кра. мантии. Клетки здесь неодинаковой высоты, группы высоких клеток перемежаются с группами низких клеток, образуя ряд бугорков и впячиваний.

По наружному краю эпителия наружной поверхности мантии проходит узкая бороздчатая каемка, реснички отсутствуют. Нижний край эпителия лишен базальной мембраны, хорошо выраженной в эпителии внутренней поверхности мантии, эпителиальные клетки незаметно переходят в соединительную ткань. Высота эпители-

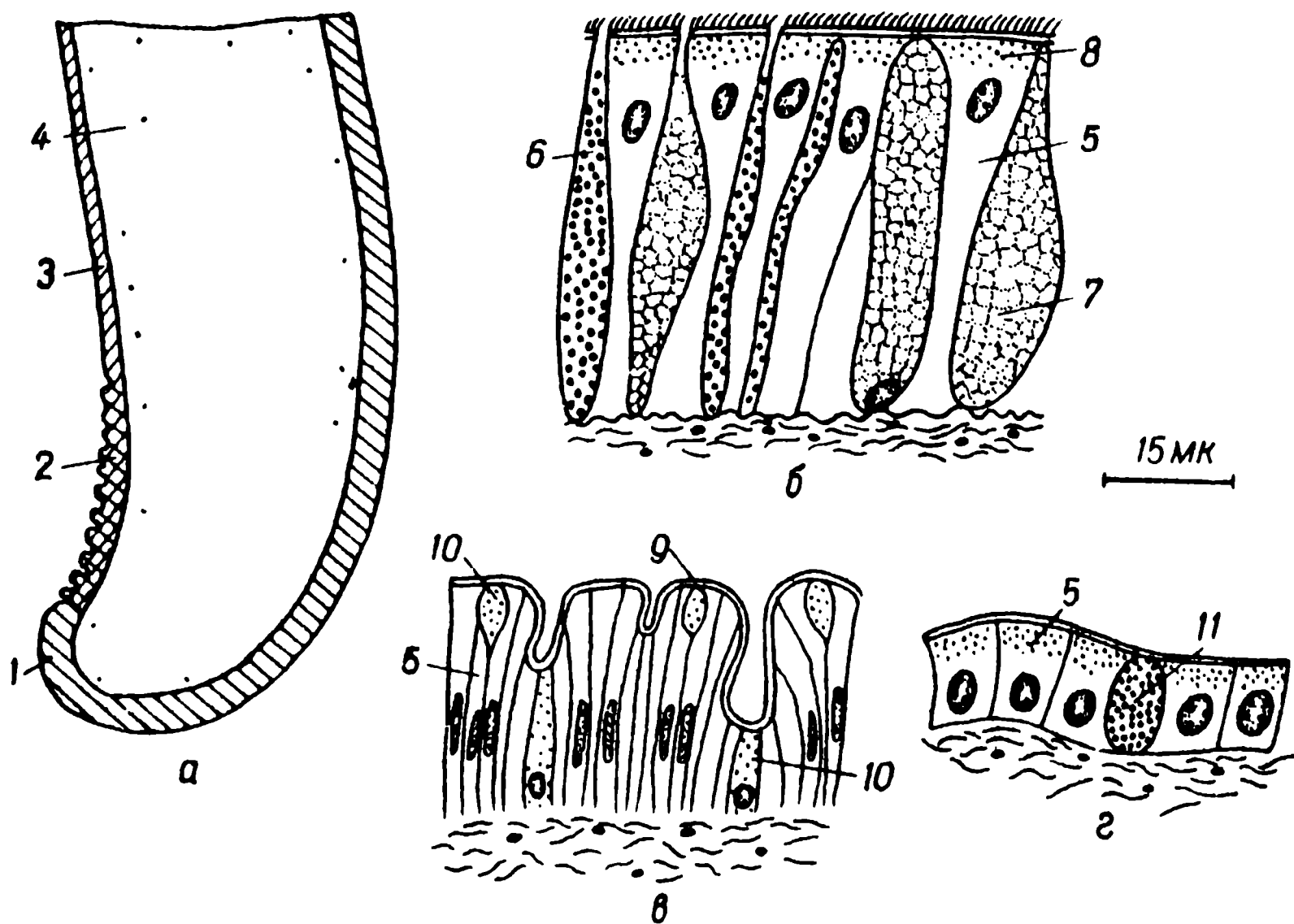


Рис. 7. Край мантии рапаны:

а - поперечный разрез края мантии (схема), б и в - эпителий внутренней поверхности мантии, г и 2 - эпителий первой зоны наружной поверхности мантии, г и 3 - эпителий второй зоны наружной поверхности мантии; 4 - соединительная ткань, 5 - эпителиальные клетки, 6 - фуксинофильные клетки, 7 - мукусные клетки, 8 - пигментные гранулы, 9 - бороздчатая каемка, 10 - железистые клетки первой зоны, 11 - гранулярные клетки второй зоны наружной поверхности мантии.

Эпителиальных клеток достигает 30 мк. Удлиненное ядро, размером 14-18 мк, с многочисленными ядрышками, располагается в средней или нижней части клетки. Помимо эпителиальных клеток в эпителии этой зоны содержатся железистые клетки, в основном в углублениях, но изредка и в высоких частях эпителия. Они имеют овальное ядро, цитоплазма их заполнена светлым содержимым. Иногда на препаратах видны комочки секрета, выброшенные из этих клеток наружу. На препаратах, окрашенных гематоксилином,

в цитоплазме железистых клеток выявляются неокрашенные и более мелкие окрашенные гранулы. По Маллори цитоплазма железистых клеток окрашивается анилиновым синим бледнее, чем эпителиальные клетки, и в них выявляются очень мелкие гранулы. Содержимое железистых клеток не окрашивается толуидиновым синим и не дает ШИК-реакции. Секрет железистых клеток, вероятно, белковый, он служит протеиновой матрицей при построении раковины.

Зона высоких эпителиальных клеток незаметно переходит в следующую зону — зону кубического эпителия, занимающую большую часть наружной поверхности мантии. Эпителий этой зоны состоит из кубических или почти кубических клеток высотой 10–16 мк. Бороздчатая каемка в эпителии выражена хорошо, реснички отсутствуют. Овальное или округлое ядро, размером 6–8 мк, занимает большую часть клетки. Цитоплазма некоторых клеток, приходящихся на темные коричневые полосы наружной поверхности мантии, заполнена довольно крупными коричневыми пигментными гранулами. Среди кубических эпителиальных клеток этой зоны в небольшом количестве встречаются клетки, заполненные крупными гранулами, окрашивающимися анилиновым синим по Маллори. Гранулы не окрашиваются толуидиновым синим, не дают ШИК-реакции, по-видимому, они белковые.

Специализированным участком эпителия мантийной полости брюхоногих моллюсков является гипобранхиальная железа, которая у рапаны разделяется на три отдела: два боковых, выделяющих слизь, и средний, секретирующий пурпур и окрашенный в молочно-белый цвет. Поверхность гипобранхиальной железы рапаны гладкая, без складок, клетки ее отличаются большой высотой, до 400–500 мк.

Слизистые отделы гипобранхиальной железы состоят в основном из узких высоких железистых клеток, между концами которых зажаты маленькие треугольные ресничные клетки. Овально-удлиненные ядра ресничных клеток, размером до 14 мк, лежат в верхней части эпителия, на апикальном конце их имеется узкая бороздчатая каемка и густые реснички. Овальные или округлые ядра железистых клеток, размером 10–14 мк, прижаты к их базальному концу (рис. 8, а).

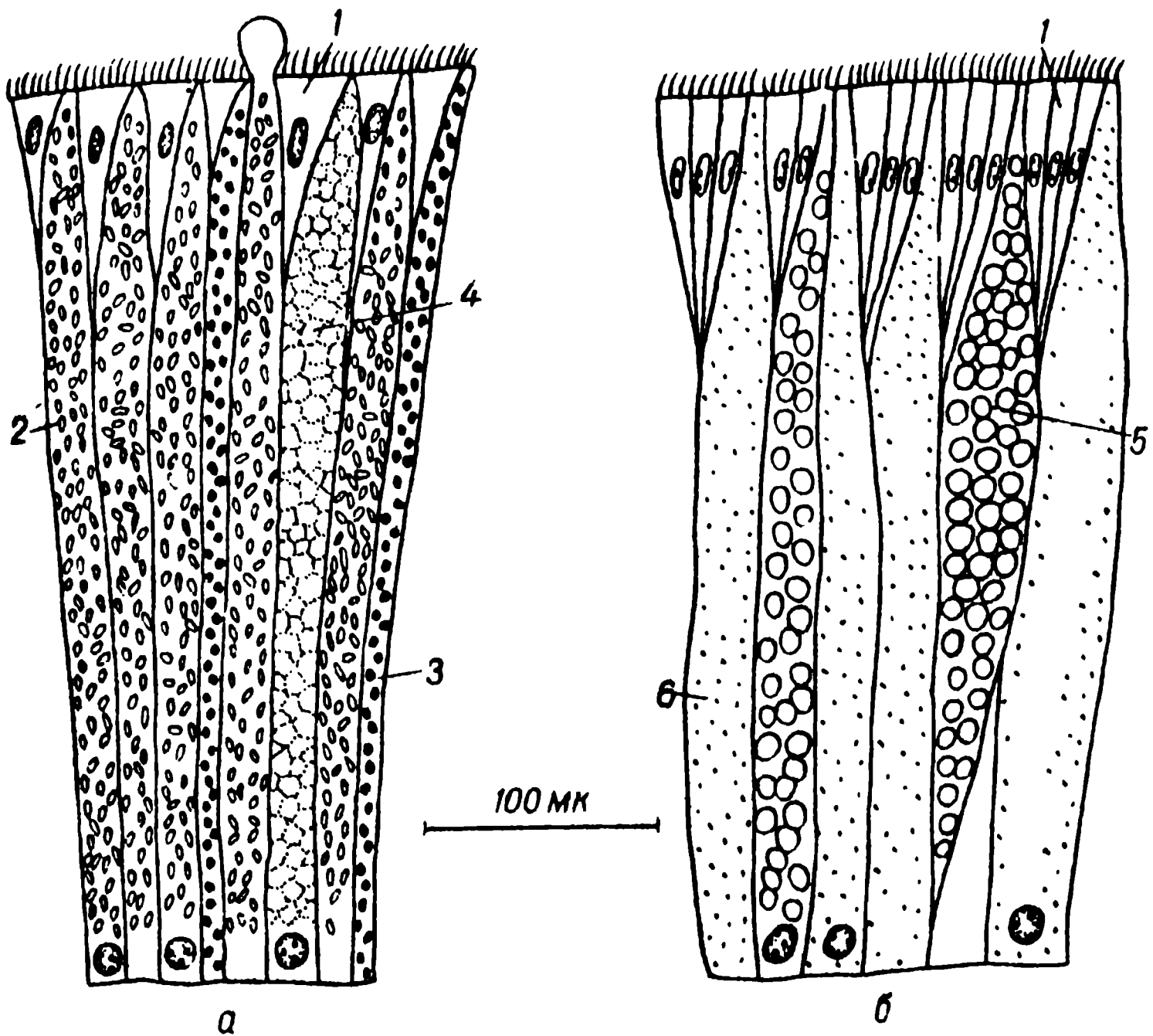


Рис. 8. Гистологическое строение гипобранхиальной железы рапаны:

а - эпителий слизистых отделов, б - эпителий пурпурного отдела; 1 - ресничные клетки, 2 - мукусные клетки, 3 - фуксинофильные клетки, 4 - белковые клетки с сетчатой цитоплазмой, 5 - гранулярные клетки пурпурного отдела, 6 - пурпурные клетки.

По характеру секретов различают три типа железистых клеток: клетки с округлыми гранулами, интенсивно окрашивающиеся кислым фуксином и гематоксилином; клетки с веретенообразными гранулами, слабо окрашивающиеся по Маллори и гематоксилином, дающие интенсивную ШИК-реакцию; клетки с сетчатой цитоплазмой, со-

держат мелкие гранулы, интенсивно окрашивающиеся анилиновым синим по Маллори и гематоксилином. Второй тип клеток, наиболее часто встречающийся, представляет мукусные клетки, первый и третий — белковые клетки.

Пурпурный отдел гипобранхиальной железы рапаны состоит из трех типов клеток — ресничных и двух типов железистых (рис. 8, б). Маленькие узкие ресничные клетки, такие как и в слизистых отделах, располагаются в верхней части эпителия между концами железистых клеток группами и покрыты короткими густыми ресничками. Железистые клетки очень высокие, узкие, с овальными или округлыми ядрами, лежащими у базального конца. Железистые клетки первого типа заполнены округлыми или неправильной формы крупными гранулами, размером 2–6 мк, окрашивающимися по Маллори оранжем G. Гранулы имеют, вероятно, вязкую консистенцию и скорее их нужно рассматривать как вязкие капли: на препаратах они часто принимают неправильную форму и иногда сливаются друг с другом. Гранулы не окрашиваются гематоксилином, толуидиновым синим и не дают ШИК-реакции на полисахариды и гистохимических реакций на липиды с осмиевой кислотой и суданом III (жир в виде маленьких капелек локализуется только в ресничных клетках). Реакции этих гранул на белки положительные. Цитоплазма железистых клеток второго типа, окрашивающаяся по Маллори в голубой цвет, содержит большое количество очень мелких (менее 1 мк) гранул, интенсивно окрашивающихся анилиновым синим и гематоксилином. Эти гранулы, вероятно, содержат пурпур. Экстракт пурпура, полученный из соскобленной с гипобранхиальной железы железистой ткани, состоит в основном из таких мелких гранул. Кроме того, в яйцах рапаны пурпур содержится в таких же гранулах.

В живых клетках пурпур находится в бесцветной форме, в виде прохромогена; превращение прохромогена в окрашенную форму происходит только после гибели рапаны или выбрасывания гранул пурпура наружу. Это наблюдается и в гипобранхиальной железе, и в яйцах рапаны. Белый или слегка желтоватый мутный водный экстракт пурпурного отдела гипобранхиальной железы через 1–2 часа становится зеленым, через 2–3 часа переходит в синий, а еще через 2–3 часа — в фиолетовый цвет. В спиртовом экстракте зеленой окраски не бывает, а сразу наступает посинение, ко-

торое потом переходит в фиолетовый цвет. Такое изменение окраски и превращение бесцветного прохромогена рапаны в пурпур происходит только на свету. Если свежий бесцветный экстракт пурпурного отдела гипобранхиальной железы рапаны поместить в темноту, то раствор остается бесцветным очень долго. При образовании пурпура наблюдается резкий неприятный запах — происходит выделение меркаптана. Фиксация формалином препятствует превращению прохромогена в пурпур. Спирт же, наоборот, ускоряет процесс превращения прохромогена в пурпур; такое же действие оказывает слабый раствор соляной кислоты.

Пурпур рапаны может самопроизвольно кристаллизоваться из спиртового раствора в виде мелких темно-фиолетовых друз кристаллов. Если раствор хранится в темноте, то выпадают такие же кристаллы, но бледно-желтого цвета — кристаллы прохромогена, которые на свету становятся фиолетовыми.

Функциональный анализ

Основная функция наружных покровов — защита тела от внешних воздействий. Недостаточное развитие твердых покровов у моллюсков компенсируется обильным выделением слизи. Слизь, выделяемая подошвой ноги, служит для смазывания скользящей поверхности подошвы при ползании. Что касается химической природы слизи, выделяемой наружными покровами моллюсков, то Фреттер и Грэхем (1962) считают, что бокаловидные железистые клетки *Prosobranchia* секретируют кислые мукополисахариды. Бино (Binot, 1965), изучавший гистохимию железистых клеток наружных покровов морского легочного моллюска *Onchidiella celtica*, выделяет несколько типов железистых клеток; одни из них секретируют мукопротеины, мукусная часть которых состоит из кислых мукополисахаридов.

Бокаловидные мукусные клетки наружного эпителия рапаны окрашиваются метакроматически толуидиновым синим, что является характерной реакцией на кислые мукополисахариды. В то же время они дают интенсивную положительную ШИК-реакцию, свойственную только нейтральным мукополисахаридам и мукопротеинам (Пирс, 1962). Таким образом, мукус, секретиремый наружными покровами рапаны, по-видимому, представляет смесь мукополисахаридов, кислых и нейтральных, или мукопротеинов.

Помимо слизи наружные покровы рапаны могут выделять бел-

ковые секреты. Особенно богата бокаловидными белковыми клетками внутренняя поверхность мантии, боковая поверхность ноги и головы. Функция белковых клеток не ясна, возможно, белок служит для смазывания наружной поверхности тела. Помимо бокаловидных клеток белковыми являются, по-видимому, и гранулярные фуксинофильные клетки, которые не дают ШИК-реакции и не окрашиваются толуидиновым синим.

Эпителиальные железистые клетки моллюсков могут погружаться в соединительную ткань. Особенно богаты отдельными субэпителиальными железистыми клетками покровы наземных *Pulmonata*. В покровах виноградной улитки *Helix pomatia* выделяют несколько типов субэпителиальных железистых клеток - слизистые, белковые, пигментные (Zill, 1924; Roth, 1929). У рапаны субэпителиальные железистые клетки встречаются в покровах подошвы ноги и мантии. Они являются белковыми железистыми клетками, не окрашиваются толуидиновым синим, не дают ШИК-реакции. Белковый характер имеют у рапаны и субэпителиальные железистые клетки, образующие pedalные железы. Турэн (Touraine, 1952), в своей классификации pedalных желез *Prosobranchia* называет переднюю pedalную железу мукусной. Но Фреттер и Грэхэм (1962) отмечают, что секрет передней pedalной железы *Prosobranchia* отличается от секрета обычных бокаловидных клеток поверхностных покровов; только часть клеток секретирует кислые мукополисахариды, большинство секретирует мукопротеины, нейтральные мукополисахариды или секреты не мукусной природы.

У рапаны секреты железистых клеток передней pedalной железы обнаруживают положительные реакции на белки и отрицательную ШИК-реакцию на полисахариды, не окрашиваются толуидиновым синим. Таким образом, они имеют белковую природу. Клетки передней pedalной железы, в отличие от всех других субэпителиальных железистых клеток, окрашиваются кислым фуксином. Белковый секрет передней pedalной железы служит, по-видимому, для более прочного прикрепления рапаны к раковине жертвы - во время ее нападения края створок жертвы попадают внутрь передней pedalной железы.

Функция ventральной pedalной железы *Stenoglossa* связана с формированием яйцевого кокона: в ventральной pedalной железе происходит окончательное формирование и затвердевание кокона, а также прикрепление его к субстрату. Фреттер и Грэхэм

хэм /1962/ отмечают, что секрет вентральной педалной железы является частично мукусным, частично же состоит из других веществ. У рапаны в вентральной педалной железе мукуса не обнаруживается, секрет состоит из белков и, может быть, каких-то иных веществ, вызывающих затвердевание яичевой капсулы.

У некоторых мурицид (*Musella lapillus*, *Urosalpinx cinerea*, *Tritonalia crispata*) с вентральной педалной железой связан специальный сверлящий орган в виде вогнутого диска-присоски, он секретирует вещества, размягчающие раковину (Fretter, 1946; Carriker, 1943, 1954). У рапаны такой орган отсутствует, взрослые рапаны раскрывают раковины жертвы без просверливания, а молодые рапаны просверливают отверстия в раковинках молоди двустворчатых моллюсков при помощи терки.

Гистофизиология наружной поверхности мантии представляет интерес в связи с тем, что последняя принимает участие в построении раковины. В последние годы достигнуты большие успехи в изучении процесса построения раковины моллюсков. Установлено, что первоначально секретируется органическая матрица, на которой потом осаждается углекислый кальций. Органическая матрица состоит из конхиоллина - протеина, возможно хондропротеина и гликопротеина (Manigault, 1939), а также кислых мукополисахаридов (Abolins-Krogis, 1958). Раньше считали, что углекислый кальций выделяется в результате секреции клеток мантии, в настоящее время большинство исследователей приходят к выводу, что образование раковины - это внеклеточный физико-химический процесс осаждения извести из экстрацеллюлярной жидкости на органической матрице (Manigault, 1939; Revelander a. Benzer, 1948; Abolins-Krogis, 1958; Guardabassi, 1958, и др.). Однако ткани мантии принимают в этом процессе активное участие. В эпителии мантии моллюсков обнаружены ферменты: щелочная фосфатаза (Manigault, 1939; Guardabassi et Piacenza, 1958), карбоангидраза (Jodrey a. Wilbur, 1955; Abolins-Krogis, 1958) и декарбоксилаза (Jodrey a. Wilbur, 1955). Эти ферменты встречаются также и в остеобластах позвоночных животных, они принимают участие в кальциевом обмене.

Гальцов (Galtsoff, 1964) так описывает наблюдавшийся им процесс образования у устрицы призматического слоя раковины. Вскоре после секреции конхиоллина на нем появляются маленькие

гранулы кальциевых солей. В течение следующих 24-28 часов появляются гексагональные кристаллы кальцита. Они постепенно увеличиваются в размерах. Первоначально кристаллы не обнаруживают определенной ориентации, но позже начинают располагаться в определенном порядке, под углом 90° к краю раковины, образуя призматический слой. Образование других слоев раковины также происходит путем кристаллизации углекислого кальция на органической матрице, но кристаллы там располагаются в ином порядке. У наземных моллюсков углекислый кальций поступает в организм с пищей. Из пищеварительной железы, где он может накапливаться в специальных известковых клетках, углекислый кальций либо диффузно, либо в виде гранул, локализующихся в амёбоцитах (Wagge, 1951); переносится в мантию, откуда через мантийный эпителий проникает в экстрапаллиальную жидкость. У морских моллюсков процесс образования раковины бывает упрощенным. Углекислый кальций может поступать в экстрапаллиальную жидкость не только с пищей, но и непосредственно из морской воды (Jodrey, 1953; Galtsoff, 1938).

В настоящее время ход образования раковины у моллюсков изучен, однако особенности этого процесса у различных систематических и экологических групп еще требуют исследования.

У молодых неполовозрелых рапан раковина состоит главным образом из наружного призматического слоя, в котором кристаллы углекислого кальция расположены перпендикулярно поверхности раковины, а внутренний пластинчатый слой очень тонкий. После наступления половозрелости происходит утолщение раковины за счет отложения внутренних ее слоев; кристаллы располагаются параллельно поверхности или слой имеет аморфное строение, причем из-за отложения оранжевого пигмента они приобретают оранжевый цвет. Таким образом, характер отложения известковых слоев у различных возрастных групп рапаны разный.

В связи с вопросом о построении раковины встает вопрос об участии различных отделов мантии в этом процессе. Гистологически наружная поверхность мантии моллюсков разделяется на несколько зон. У края мантии *Lamellibranchia* и *Pulmonata* лежит борозда, которая у пластинчатожабрных моллюсков называется бороздой перистожаберной, а у брюхоногих — мантийной бороздой. Около мантийной борозды у *Lamellibranchia* расположена зона

роста мантии — небольшой валик, принимавшийся старыми исследователями (Moumier de Villepoix, 1892; Roth, 1929) за железистую подушку, которая секретит известь. Сведения о гистологии наружной поверхности мантии *Prosobranchia* очень скудны и известны только для очень ограниченного числа видов: *Buccinum* (Dakin, 1912), *Haliotis* (Crofts 1929; Manigault, 1939), *Rissoa parva* (Gostan, 1966); о строении наружной поверхности мантии мурицид сведений нет.

У рапаны мантийная борозда у края мантии отсутствует, что связано, вероятно, с отсутствием конхиолинового слоя раковины, часто встречающегося среди *Prosobranchia*, и эпителий внутренней поверхности мантии непосредственно переходит в наружный эпителий. Наружная поверхность мантии рапаны гистологически разделяется на две зоны. В одной зоне много железистых протеиновых клеток, среди эпителиальных клеток второй зоны в небольшом количестве встречаются гранулярные железистые клетки. Последние описаны Маниголом (Manigault, 1939) в мантии *Haliotis*, особенно много их в борозде мантии. Весной и летом, когда рост раковины наиболее интенсивен, они обнаруживают эозинофилию, зимой эозинофилия отсутствует. Манигол считает, что эозинофильные клетки создают в мантийной борозде кислую среду, способствующую осаждению конхиолина. Гранулярные клетки рапаны по форме сходны с гранулярными клетками *Haliotis*, однако они не обнаруживают эозинофилии.

Как показали гистохимические исследования распределения щелочной фосфатазы, гликогена и кальция у *Helix* (Manigault, 1939; Guardabassi, Piacenza, 1958), *Haliotis* (Manigault, 1939), *Rissoa* (Gostan, 1966), весь наружный эпителий мантии участвует в построении раковины. Однако по данным Гостан, на разных фазах роста раковины *Rissoa* отдельные участки мантии проявляют различную активность. На фазе роста раковины молодых моллюсков наибольшая синтетическая активность выявляется почти по всей поверхности мантии, за исключением небольшой полоски у края мантии — мантийной подушки. На фазе образования ребер наибольшую активность проявляет эпителий паллиальной подушки. У рапаны обе зоны наружной поверхности мантии содержат железистые клетки, но форма секретов и, вероятно, их химический состав различны. В построении одного и того же слоя раковины у рапаны, по-видимому, принимают участие оба отдела мантии.

Наружный призматический слой у края раковины имеет волнистый вид с наружной и внутренней стороны, повторяя волнистое строение края мантии, где расположена первая зона. Одновременно призматический слой содержит коричневый пигмент, концентрирующийся в клетках второй зоны мантии.

У некоторых *Prosobranchia* — *Buccinum* (Dakin, 1912) и *Rissoa* (Gostan, 1966) в секрети протеиновых материалов раковины принимает участие специальный субэпителиальный железистый комплекс, расположенный у края мантии. Причем у *Rissoa* такая железа функционирует только на стадии образования ребер раковины. У рапаны железа у края мантии не обнаруживается, имеются только отдельные субэпителиальные железистые протеиновые клетки.

Другим важным вопросом гистофизиологии мантии является вопрос морфогенеза раковины, т.е. вопрос об образовании на раковине ребер, борозд, шипов, пигментного рисунка и т.д.

У *Prosobranchia* наблюдаются два типа роста раковины: непрерывный рост, когда прирост раковины происходит одновременно с ее утолщением, и прерывающийся рост, состоящий из чередования периодов прироста края раковины и периодов утолщения раковины (Drach, 1956). Второй тип роста особенно отчетливо выражен у *Murex*, образование каждого ряда шипов у него связано со значительным утолщением и замедлением роста раковины. Крайней степенью разделения этапов роста и утолщения раковины является так называемая "терминализация" раковины, при этом рост раковины завершается образованием на перистоме и на всей поверхности раковины необычайно утолщенной губы и ребер (*Strombus*, *Rissoa*).

У рапаны при образовании шипов на плечевом перегибе оборотов раковины, судя по расположению линий нарастания, не происходит заметного замедления интенсивности роста. Нет у рапаны и явления терминализации раковины, когда рост раковины, достигнув максимальных размеров, прекращается и начинается процесс утолщения раковины. Однако у рапаны тоже можно выделить два этапа в развитии раковины: интенсивного роста и замедленного роста с одновременным утолщением раковины при отложении на внутренней поверхности оранжевого слоя. Наблюдается определенная зависимость между половозрелостью рапаны и этими этапа-

ми. Утолщение раковины рапаны происходит при наступлении половозрелости и не зависит от размеров раковины. Минимальный размер рапан с утолщенной раковиной может очень сильно колебаться, он зависит от интенсивности роста рапаны до наступления половозрелости. Край раковины рапаны имеет волнистую поверхность с внешней и внутренней стороны, ей соответствует волнистый вид края мантии. Немного дальше от края внутренняя поверхность раковины покрывается новыми известковыми слоями и становится ровной, а снаружи волнистая поверхность остается в виде невысоких ребер. Шипы на раковине образуются в результате поднятия края мантии в виде треугольного выступа.

Пигментный рисунок раковины рапаны — коричневые прерывающиеся полосы на ребрах. Распределению пигмента в раковине рапаны соответствует его распределение в клетках эпителия наружной поверхности мантии, на которой отчетливо видны пигментные полосы, идущие перпендикулярно краю мантии.

Наблюдается зависимость между интенсивностью роста раковины и отложением в ней пигмента. Райли (Wrigley, 1932, 1934, 1948) отмечает обратную зависимость между отложением пигмента в раковине и образованием бугорков, утолщений, гребней. Однако Фреттер и Грэхэм (1962) указывают, что это скорее прямая зависимость между образованием пигмента и приростом края мантии. Образование бугорков и гребней происходит после того, как рост раковины и мантии приостанавливается, образование пигментного рисунка совпадает с периодом максимального роста раковины и связано, как считают Фреттер и Грэхэм, с увеличением в мантии метаболизма.

Прямая зависимость между пигментацией и интенсивностью роста наблюдается и у рапаны. На годовых метках, образующихся при замедлении роста, пигментные полосы прерываются, но при замедлении интенсивности роста и утолщении раковины во внутренних слоях ее откладывается оранжевый пигмент. Таким образом, при изменении темпов роста в разные сезоны и с изменением возраста происходят какие-то качественные изменения в обмене веществ, выражающиеся в различном характере отложения в раковине пигментов. При интенсивном росте происходит отложение коричневого пигмента в наружном призматическом слое раковины, при снижении интенсивности роста происходит отложение оранжевого пигмента во внутренних слоях.

Линии нарастания на поверхности раковины рапаны обычно бывают тонкими, иногда они даже плохо заметны. Часто на раковинах имеются хорошо выраженные годовые метки, идущие поперек завитков и заходящие на сифональный вырост. На годовых метках линии нарастания начинают четко выявляться в виде волнистых, близко расположенных друг от друга и слегка выступающих над поверхностью пластинок. При длительном голодании и резком снижении темпа роста годовые метки сливаются и вся поверхность раковины на значительном расстоянии оказывается состоящей из волнистых пластинок. Сказываются, безусловно, на структуре поверхности раковины и температурные условия, влияющие на интенсивность метаболизма.

Изучение процессов морфогенеза раковины имеет большое значение для систематики моллюсков. После тщательного изучения морфогенеза раковины многие виды моллюсков, описанные систематиками, будут, вероятно, переописаны и многие систематические признаки найдут объяснение в характере метаболизма в связи с экологическими условиями или физиологическим состоянием организма.

У большинства брюхоногих моллюсков гипобранхиальная железа выделяет только слизь, которая служит для очищения мантийной полости, особенно ктенидия и осфрадия, от посторонних частиц, попавших в нее с током воды. В гипобранхиальной железе некоторых моллюсков описано несколько типов клеток, в которых отмечены последовательные стадии образования мукуса

Haliotis (Crofts, 1929; Tagao, 1935), *Visuson* (Bonkin, 1952). Возможно, что у рапаны клетки, дающие реакции на белки, являются такими же клетками, предшествующими мукусным клеткам. Секрет мукусных клеток гипобранхиальной железы рапаны, как и секрет мукусных клеток покровов, представляет смесь кислых мукополисахаридов и мукопротеинов. При нападении рапаны на двустворчатых моллюсков мукус из гипобранхиальной железы ее в большом количестве проникает внутрь раковины жертвы.

У представителей сем. *Muricidae* гипобранхиальная железа имеет более сложное строение и кроме слизи выделяет особое красящее вещество — пурпур. Пурпур мурцид широко известен был еще в древности. Пурпур средиземноморских мурексов применялся для окраски одежды в Финикии, Древней Греции и Риме и очень высоко ценился.

Химические исследования пурпура показали, что он является индигоидным пигментом и в гипобранхиальной железе живых моллюсков содержится в виде бесцветного прохромогена - сульфосоединения индоксида или броминдоксида; при окислении на воздухе происходит сульфатазный гидролиз с выделением меркаптана и прохромоген превращается в окрашенный пигмент. У разных видов химический состав и цвет пурпура могут отличаться. Бушилье и Рош (Bouchilloux et Roche, 1954) с помощью хроматографического анализа установили, что гипобранхиальная железа *Murex trunculus* содержит два прохромогена, которые превращаются в синий индиго и красно-лиловый диброминдиго. *Murex brandaris*, *Tritonalia erinacea* и *Nucella lapillus* содержат один сиреневый пигмент - 6,6-диброминдиго, образующийся на свету из фоточувствительного прохромогена; пурпур *M. trunculus*, а также *Purpura haemistomata* образуются без фотохимических процессов.

У рапаны, как показало хроматографическое исследование пурпура, пигменты на хроматографической бумаге не разделяются, образуется одно фиолетовое пятно. Превращение прохромогена в фиолетовый пурпур происходит только на свету, при этом появляется неприятный запах меркаптана. Таким образом, гипобранхиальная железа содержит один пигмент, вероятно, идентичный пигменту *Murex brandaris*, *Tritonalia erinacea* и *Nucella lapillus* и представляет собой 6,6-диброминдиго.

Кроме пурпура гипобранхиальная железа мурицид содержит активные в биологическом отношении вещества. В гипобранхиальной железе *M. trunculus*, *M. brandaris* и *Tritonalia erinacea* найдено два вещества - энтероамин (5-гидрокситриптамиин) и мурексин, являющийся дериватом холина: / β -иминодоид-4-акрилхолин/ (Kjerve et Benati, 1953). Мурексин является ядом, оказывающим сильное никотинное и курареподобное действие на центральную нервную систему. Выработка яда в гипобранхиальной железе мурицид связана с их хищным образом жизни; яд парализует замыкательные мышцы двустворчатых моллюсков и заставляет раковину раскрыться. Гормон энтероамин широко распространен в животном мире, он встречается в так называемых энтерохромаффинных клетках кишечника позвоночных и в кожных железах некоторых амфибий, регулирует тонус кровеносных сосудов. У головоногих моллюсков энтероамин (тирамин) вырабатывается в задних осязных железах, поступая в кровь, он регулирует сокращение хроматофоров и из-

менение окраски животного, кроме того, это — яд, который выделяется наружу и служит для умерщвления жертвы. Роль пурпура в жизнедеятельности моллюсков не ясна. Высказывались разные предположения. Летэлье (Letellier, 1903, цит. по Ankel, 1925), например, считает, что пурпур служит для привлечения полов, а Фишер (Fisher, 1925) предполагает, что пурпур является конечным продуктом обмена веществ, индифферентным для моллюсков.

Выяснению вопроса о роли пурпура может помочь изучение локализации пурпура и других активных веществ в клетках гипобранхиальной железы. Прежние исследователи локализовали хромофильную реакцию и реакцию на индольную группу, являющиеся реакциями на энтероамин, в боковых слизистых отделах гипобранхиальной железы *Murex* (Grinfelt, 1911, цит. по Bouchilloux, Roche, 1955). Однако Виалли (Vialli, 1934) локализовал эти реакции в среднем отделе гипобранхиальной железы *Murex*, а Эрспермер (Erspermer, 1946) обнаружил там энтероамин и мурексин. У *Nucella* хромофильная реакция также локализуется в среднем отделе гипобранхиальной железы (Roaf, 1911). Наши данные по определению токсичности экстрактов из различных отделов гипобранхиальной железы рапаны (опыты проводились с одноклеточными водорослями динофлагеллятами и дафниями) также подтверждают локализацию яда в среднем, пурпурном отделе гипобранхиальной железы; слизь, выделяющаяся боковыми отделами, не содержит яда.

Как показывают гистохимические исследования (хромофильная реакция, реакция с йодатом калия) энтероамин локализуется в мелких гранулах пурпурных клеток. В этих же гранулах локализуется и прохромоген, который после гибели организма превращается в пурпур. Напрашивается мысль о связи пурпура с энтероамином. Об этом же говорят и химические превращения пурпура и энтероамина. Синтез энтероамина связан с превращениями триптофана. Последний является предшественником индоксила, из которого после конденсации кетоновых продуктов окисления образуется пурпур. Может быть, здесь происходит то же, что и с превращением адреналина, при нейтрализации которого образуется коричневый пигмент адренохром.

Помимо семейства *Muricidae*, пурпур встречается в гипобранхиальной железе моллюсков сем. *Scalidae*, *Pleurotomidae*, *Janthinidae* (Fretter, Graham, 1962). Все эти моллюски ведут

хищный образ жизни. Не исключено, что присутствие пурпура у них связано с выработкой в гипобранхиальной железе яда.

Является ли энтероамин у мурицид одновременно ядом и гормоном или только ядом или гормоном, сказать пока нельзя. Возможно, что у мурицид два яда - мурексин и энтероамин, последний одновременно может служить гормоном. За то, что гипобранхиальная железа рапаны является эндокринной железой, говорит и система кровообращения: из богато разветвленной системы лакун в мантии под гипобранхиальной железой кровь поступает прямо в сердце и разносится по всему телу. Энтероамин (серотонин) как гормон имеет большое значение в развитии моллюсков (Манухин, Бузников, 1963). У рапаны пурпур и вместе с ним, вероятно, энтероамин поступает из гипобранхиальной железы в яичники и локализуется в яйцах, длительное время затем сохраняясь в течение эмбрионального развития.

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА РАПАНЫ

Анатомия, гистология и гистохимия

Пищеварительный тракт рапаны состоит из ротовой полости, глотки, пищевода, желудка и кишки.

Ротовая полость, глотка и передний отдел пищевода помещаются внутри длинного плевремболического хобота, способного вытягиваться в специальное влагалище - ринходеум, наружное отверстие которого - ринхостом - находится на переднем конце головы. Вытягивание и выдвигание хобота осуществляется благодаря вворачиванию и выворачиванию только промежуточной зоны, соединяющей хобот с влагалищем, стенка верхней части хобота ос-

На рис. 9: 1 - глотка, 2 - передний отдел пищевода, 3 - орган Лейбейна, 4 - "малиновая железа", 5 - средний отдел пищевода, 6 - задний отдел пищевода, 7 - желудок, 8 - карман желудка, 9 - кишка, 10 - расширенная часть кишки, 11 - слюнные железы, 12 - дополнительные слюнные железы, 13 - лейбейновская железа, 14 - задний проток лейбейновской железы, 15 - ампулы заднего протока лейбейновской железы, 16 - пищеварительная железа.

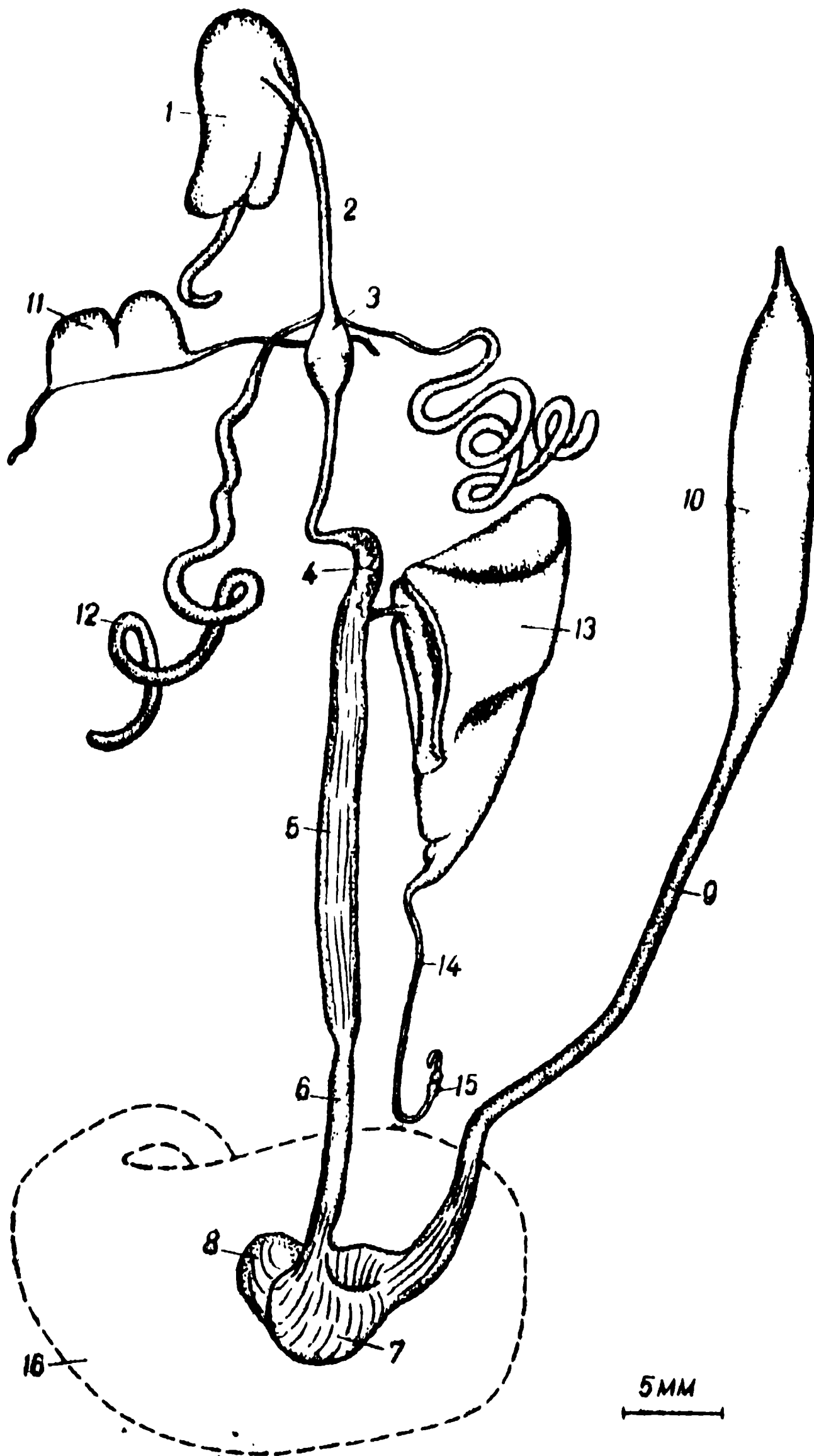


Рис. 9. Общий вид пищеварительной системы.

тается неподвижной. Ротовое отверстие на конце хобота ведет в преддверие глотки, ротовую полость, способную спереди закрываться наружными стенками хобота, или наружными губами. Заднюю стенку ротовой полости образуют складки - внутренние губы, окружающие проход из ротовой полости в полость глотки.

Глотка - мускулистое расширение переднего отдела пищеварительного тракта, которое с многочисленной и сложной мускулатурой и одонтофором составляет буккальную массу. Буккальная масса занимает значительную часть хобота, имеет цилиндрическую форму, несколько расширена спереди и сзади. Внутри полости глотки вентрально от края внутренних губ идет довольно высокий, слегка вогнутый сверху и раздвоенный на переднем конце валик, а дорсально - глубокий канал с маленьким гребнем внутри (рис. 10, а). Вентральная стенка глотки, несущая валик, на некотором расстоянии от переднего края глотки уплощена и на ней находится так называемый вентральный радулярный щит, представляющий белую закругленную сзади пластинку, состоящую из двух плотных слоев, между которыми закреплен передний конец радулярной пластинки. Дорсальный канал в средней части глотки уходит под нависающие над ним две складки, превращаясь в полость пищевода. Дальше по средней линии потолка глотки идет назад треугольный гребень, образующийся в результате слияния складок, нависающих над дорсальным каналом.

Полость глотки выстлана столбчатым эпителием, высотой 45-60 мк. Сверху эпителий покрыт толстой кутикулой, на вентральном велике и на боковых стенках глотки толщина ее превышает высоту эпителиальных клеток /см. рис. 15/. Овальное ядро в эпителиальных клетках лежит в базальной или средней части клетки. Эпителиальные клетки дорсального канала лишены эпителиальной выстилки, по краю их проходит тонкая бороздчатая каемка с ресничками. В верхней части многих эпителиальных клеток черные пигментные гранулы.

Полость глотки почти полностью занята одонтофором. Передняя часть одонтофора свободно выдается в полость глотки и может там перемещаться, задняя часть его снизу и по бокам срастается с буккальной массой, а между потолком глотки и верхней поверхностью одонтофора образуется узкая щель.

Внутри одонтофора в качестве опорных элементов, придающих ему твердость и упругость, развиваются радулярные хрящи, имеющие вид двух стержней, на переднем конце несколько расширяющихся. Радулярные хрящи состоят из многоугольной

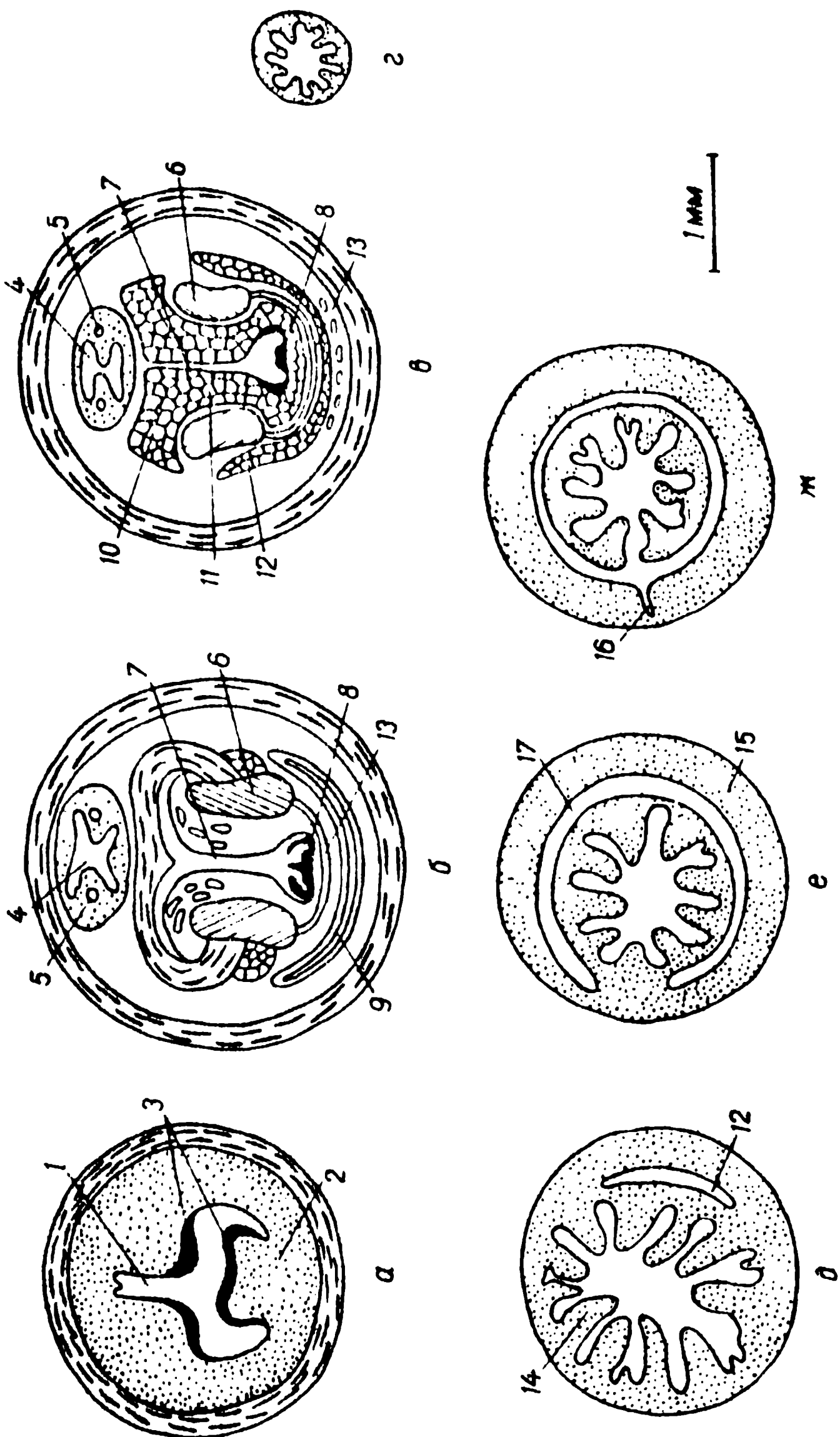
формы небольших клеток хондронидной ткани размером 15-20 мк, плотно прижатых друг к другу и разделенных толстой оболочкой, окрашивающейся по Маллори в синий цвет. Округлое ядро размером 6 мк обычно лежит в центре клетки. Снаружи хрящи покрыты толстой оболочкой основного вещества.

Над радулярными хрящами лежит плотная конхинская радулярная пластинка, по центру которой расположены зубы радулы. Впереди радулярная пластинка поворачивает вниз, отгибает передний конец одонтофора и под радулярными хрящами направляется назад, заканчиваясь внутри радулярного щита (рис. 12).

На переднем конце одонтофора, обращенном к ротовому отверстию, и внутри радулярного щита радулярная пластинка плоская или слегка выпуклая, над радулярными хрящами зубы радулы начинают впячиваться внутрь и, немного отступя от переднего края одонтофора, радулярная мембрана образует довольно глубокий канал с расширением внизу, где в сложенном виде помещаются зубы радулы. Дальше канал замыкается и радула тянется внутри буккальной массы, выходит наружу и на некотором расстоянии от буккальной массы заканчивается радулярным мешком.

У рапаны радула рахиглоссного типа, она состоит из трех рядов очень крепких зубов - центрального и двух латеральных.

На рис. 10: а - передняя часть глотки, б, в - буккальная масса, г - передний отдел пищевода, д-ж - орган Лейбейна, з - область "малиновой железы", и - средний отдел пищевода, к - задний отдел пищевода, л - средний отдел желудка, м - задний отдел желудка, н - кишка, о - расширенная часть кишки, п - задний конец кишки; 1 - дорсальный канал глотки, 2 - вентральный валик глотки, 3 - кутикулярные утолщения стенки глотки, 4 - полость пищевода, 5 - протоки слюнных желез, 6 - радулярные хрящи, 7 - радулярная пластинка, 8 - зубы радулы, 9 - радулярный щит, 10 - дорсальные ретракторы радулярной пластинки, 11 - латеральные ретракторы радулярной пластинки, 12 - вентральный ретрактор радулярной пластинки, 13 - горизонтальные мышцы, 14 - складки органа Лейбейна, 15 - утолщенная стенка органа Лейбейна, 16 - борозда в стенке органа Лейбейна, 17 - полость между складками и стенкой органа Лейбейна, 18 - "малиновая железа", 19 - соединительная ткань, окружающая средний отдел пищевода, 20 - тифлозоль, 21 - кишечная борозда.



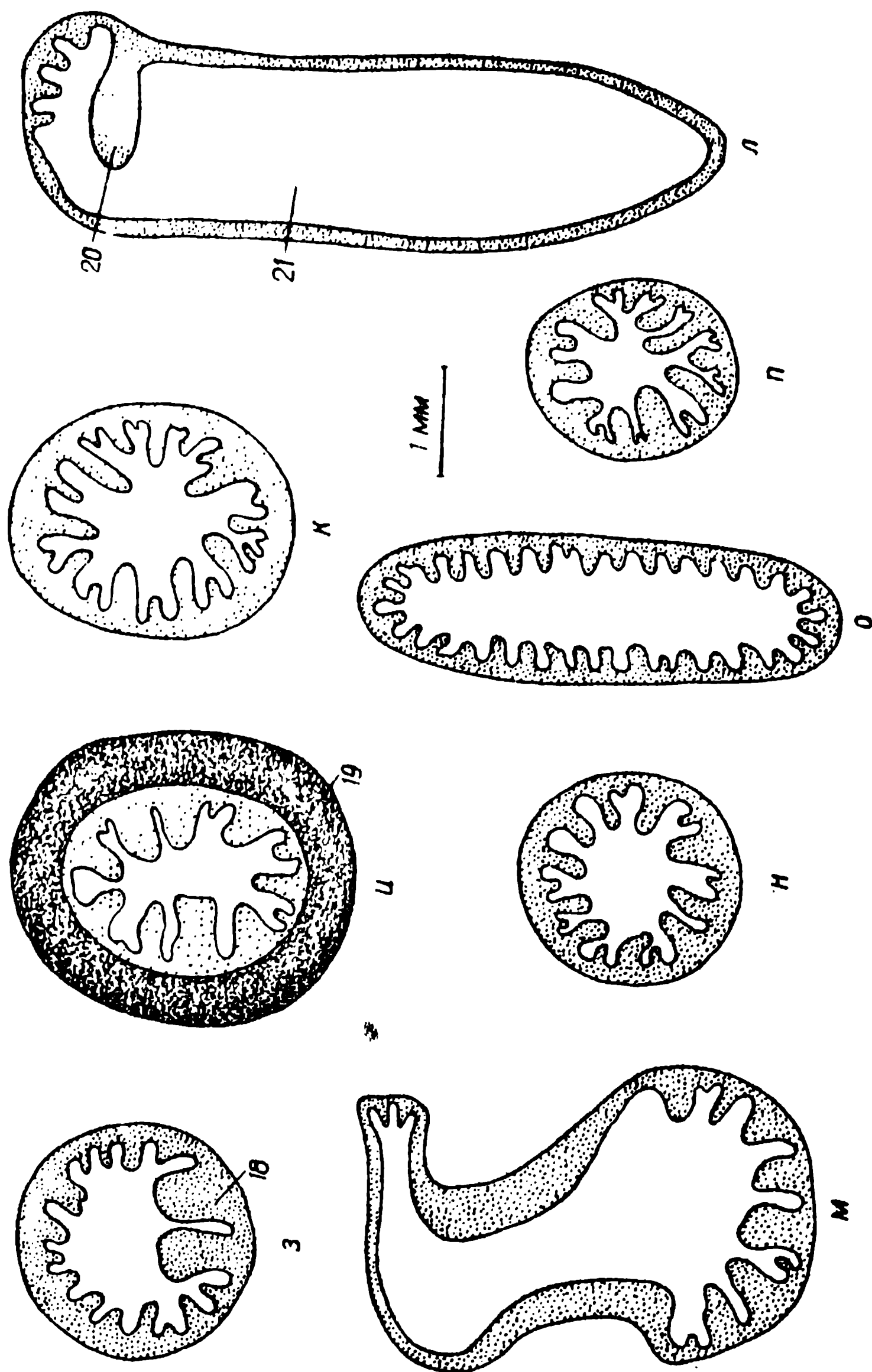


Рис. 10. Поперечные разрезy пищеварительного
тракта рапанy (схема).

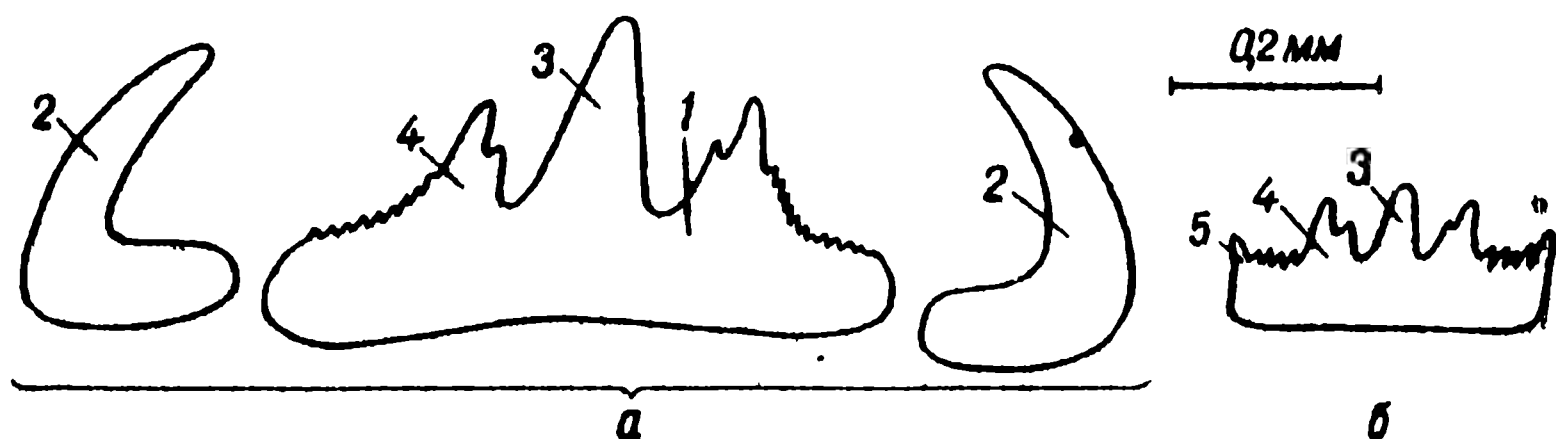


Рис. 11. Рапула:

а - взрослой рапаны, б - молодой рапаны;
1 - центральный зуб, 2 - латеральные зубы, 3 - средний зубец центрального зуба, 4 - боковые зубцы, 5 - маргинальные зубы.

Центральный зуб имеет один высокий острый средний зубец и два более низких промежуточных, сидящих на широком основании. Средний зубец гладкий, на внутренней поверхности промежуточных зубцов один небольшой зубчик, внешняя нижняя поверхность основания центрального зуба снаружи от промежуточных зубцов усажена многочисленными мелкими зубчиками. Краевые зубы на центральном зубе отсутствуют. Латеральные зубы серповидные, с толстым широким основанием и очень длинным отростком.

Глотка рапаны имеет сложную и довольно мощную мускулатуру. Передняя половина буккальной массы одета толстым слоем мышц, окружающих полость глотки-буккальных кольцевых мышц/рис. 12/.

От поверхности буккальной массы в этом месте к стенкам хобота идут многочисленные короткие мышцы - буккальные дилататоры, при сокращении которых полость глотки расширяется. От буккальной массы к стенкам хобота идут также парные протракторы буккальной массы и две пары ретракторов одонтофора. Протракторы буккальной массы прикрепляются к задним концам радулярных хрящей и к стенкам хобота у ротового отверстия, они перемещают буккальную массу вперед. Ретракторы одонтофора прикрепляются к задним концам радулярных хрящей и к стенке хобота позади буккальной массы, сокращаясь, они тянут буккальную массу назад. Наиболее развиты дорсальный ретрактор радулярной пластинки, парные латеральные ретракторы радулярной пластинки и центральный ретрактор радулярной пластинки, которые состоят

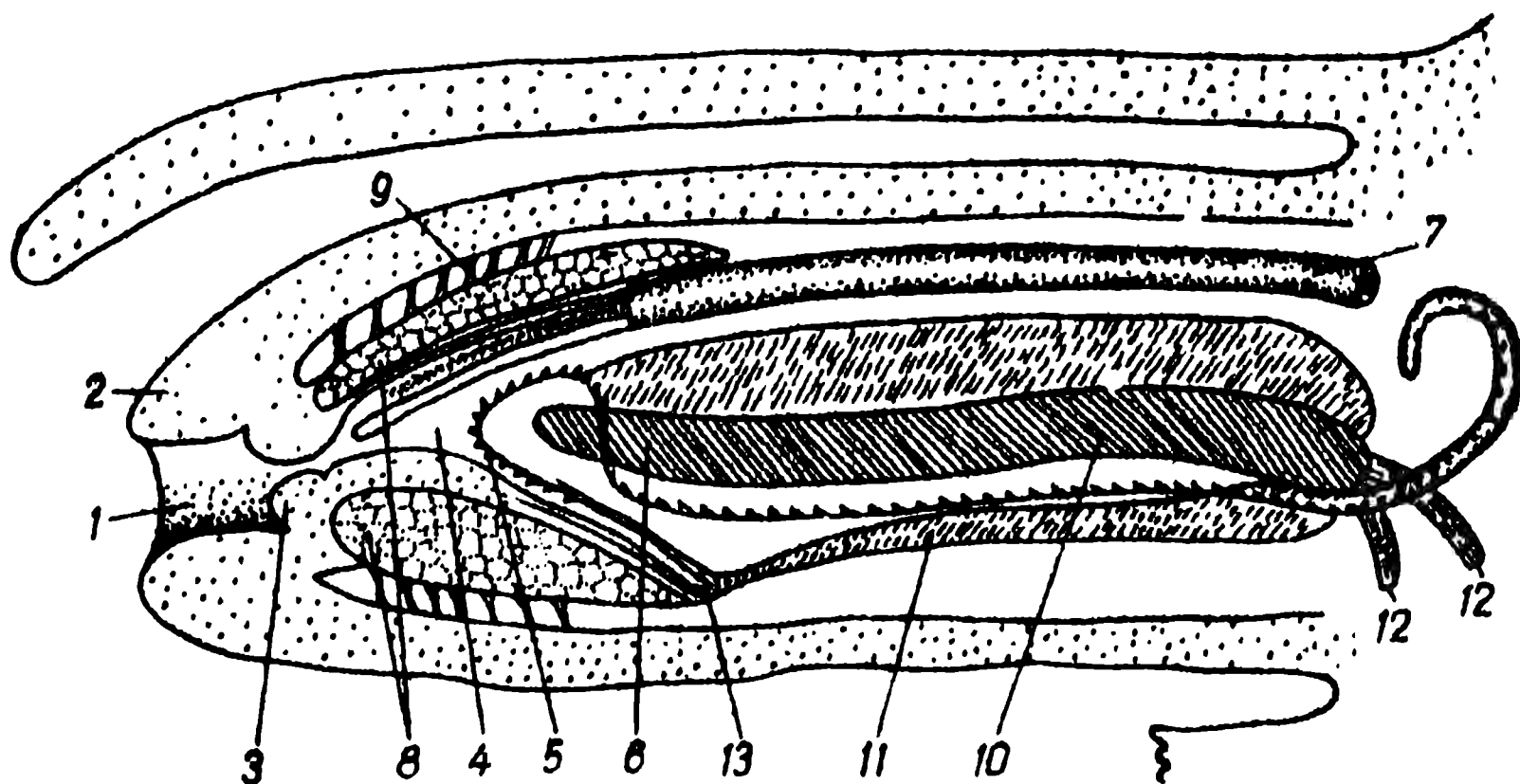


Рис.12. Сагиттальный разрез через буккальную массу:

1 - преддверие глотки, 2 - наружные губы, 3 - внутренние губы, 4 - полость глотки, 5 - радула, 6 - радулярные хрящи, 7 - пищевод, 8 - буккальные кольцевые мышцы, 9 - буккальные дилататоры, 10 - дорсальные и латеральные ретракторы радулярной пластинки, 11 - вентральный ретрактор радулярной пластинки, 12 - ретракторы одонтофора, 13 - радулярный щит.

из многочисленных мышечных пучков. Дорсальный и латеральные ретракторы радулярной пластинки прикрепляются к задним концам радулярных хрящей и к радулярной пластинке, при сокращении они тянут радулярную пластинку назад. Вентральный ретрактор радулярной пластинки прикрепляется сзади к радулярному хрящу и спереди к радулярному щиту (рис.12), он перемещает радулярную пластинку вперед. Ретракторы радулярной мембраны в отличие от остальных мышц буккальной массы окрашены в красноватый цвет, который обусловлен присутствием в мышцах тканевого гемоглобина.

В полость глотки рапаны открываются две пары слюнных, или глоточных желез: пара желез обычного ацинозного типа и вторая пара дополнительных трубчатых слюнных желез.

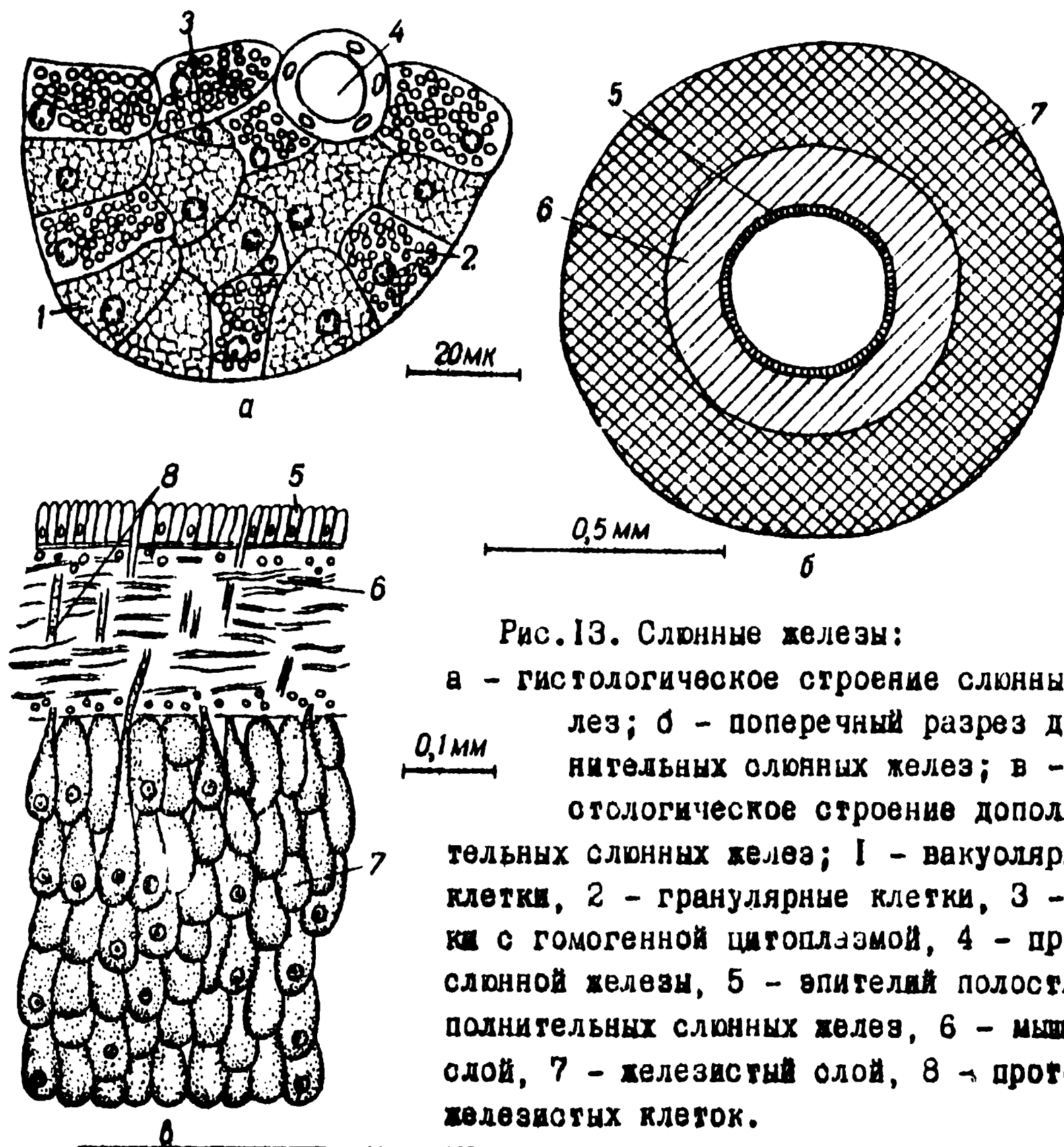


Рис.13. Слюнные железы:

а - гистологическое строение слюнных желез; б - поперечный разрез дополнительных слюнных желез; в - гистологическое строение дополнительных слюнных желез; 1 - вакуолярные клетки, 2 - гранулярные клетки, 3 - клетки с гомогенной цитоплазмой, 4 - проток слюнной железы, 5 - эпителий полости дополнительных слюнных желез, 6 - мышечный слой, 7 - железистый слой, 8 - протоки железистых клеток.

Основные слюнные железы опереди срастаются и образуют над ганглиями большую массу ярко-желтого цвета. Железистая масса пронизана системой дихотомически разветвленных маленьких протоков, которые сливаются в два протока, отходящих от каждой железы, и открываются у отверстия пищевода.

Дополнительные слюнные железы имеют вид довольно толстых, длинных, слепо заканчивающихся трубок, закрученных в клубки и лежащих по сторонам нервного кольца под основными слюнными железами. Они желтого цвета, но темнее, чем слюнные железы ацинозного типа. Передние концы трубок сужаются и перед нервным кольцом сливаются в один очень тонкий проток, направляющийся к нижней стенке хобота и тянущийся вдоль нее к ротовому отверстию.

Основные слюнные железы рапаны состоят из клеток трех типов (рис.13). Первый тип составляют светлые, слабо окрашивающиеся различными гистологическими красителями клетки размером 20-25 мк. При окрашивании гематоксилином в клетках этого типа выявляется большое количество мелких гранул, расположенных по периферии маленьких вакуолей и придающих цитоплазме сетчатый вид; округлое ядро клеток имеет размер 7 мк. Клетки второго типа, такого же размера и формы, заполнены крупными гранулами размером 2-3 мк, окрашиваются эозином, фуксином по Альтману, анилиновым синим по Маллори и неинтенсивно гематоксилином. Если клетки первого и второго типа составляют основную массу слюнной железы, то клетки третьего типа встречаются реже и отличаются меньшими размерами, они гомогенно окрашиваются анилиновым синим и неинтенсивно гематоксилином, ядро у них такое же, как и у клеток двух других типов. Секрет клеток слюнных желез является белковым, не обнаруживает ШИК-реакции, не окрашивается толуидиновым синим.

Полость трубок дополнительных слюнных желез выстлана невысоким эпителием с довольно толстой базальной мембраной под ним. Эпителий состоит из узких клеток высотой 10-35 мк с маленьким овальным ядром. Среди эпителиальных клеток выходят концы протоков, лежащих ниже железистых клеток. Под эпителием лежит толстый слой мышечных волокон, в центре его кольцевые волокна, по краям сверху и снизу пучки продольных волокон. Среди мышечных волокон видны протоки железистых клеток (рис.13,в). Под мышечным слоем лежит толстый плотный слой железистых клеток, вытянутых по направлению к полости трубки. В этих клетках округлое или овальное ядро размещается в нижнем конце клетки. Верхние концы клеток сужаются в протоки, которые пронизывают мышечный слой и открываются в полость трубки. Клетки заполнены мелкими гранулами и окрашиваются анилиновым синим и гематоксилином. Секрет клеток не обнаруживает ШИК-реакции и не окрашивается толуидиновым синим, но выявляет положительные реакции на белки.

Пищевод рапаны довольно сложно дифференцирован, его можно разделить на три отдела (рис.9). Передний отдел начинается входным отверстием на потолке глотки, он проходит короткое расстояние внутри буккальной массы, выходит наружу и тянется в виде тонкой светлой трубки до своеобразного расширения груше-

видной формы — органа Лейбейна. Средний отдел, начинаясь грушевидным расширением, вскоре, проходя через нервное кольцо, резко сужается, а затем расширяется. За ганглиями на переднем конце расширенной пищеводной трубки дорсально проходит изогнутые спирально розовые полосы, заканчивающиеся в протоке пищеводной железы, — так называемая "малиновая железа"; в нижней части среднего отдела пищевода — темные продольные полосы. Задний отдел пищевода отделяется от среднего неглубокой перетяжкой, он равномерно светло-коричневого цвета, темных полос здесь нет.

Полость передней части пищевода, проходящей внутри буккальной полости, имеет вид узкой щели, вытянутой в дорсо-вентральном направлении и расширяющейся по краям; по бокам щели проходят протоки слюнных желез (рис. 10, б, в). Дальше пищевод представлен трубкой различного диаметра с продольными складками. В среднем отделе пищевода темным полосам на наружной поверхности соответствуют высокие складки на внутренней его стенке. В полости заднего отдела пищевода имеются многочисленные невысокие складки.

В среднем отделе пищевода раны расположен грушевидный орган Лейбейна. Верхняя часть его опоясывается широким розовым кольцом, более широким на дорсальной стороне, где оно занимает почти всю верхнюю половину расширения. Нижняя часть грушевидного расширения окрашена в зеленовато-серый цвет. На правой стороне органа Лейбейна из левого верхнего угла в правый нижний диагонально проходит темная полоска, внутри грушевидного расширения ей соответствует глубокая борозда, которая проходит через весь грушевидный орган и представляет собой пищеводный канал, соединяющийся с передним и средним отделами пищевода. Пищеводная борозда окружена двумя дорсальными складками; правая складка невысокая, левая — высокая, она тянется до середины грушевидного расширения. Стенка верхней части грушевидного органа, соответствующая розовому пояску, необычайно утолщена. Над розовым пояском от стенки органа Лейбейна отходят очень высокие толстые складки, свисающие в полость верхней части грушевидного органа. Внутренняя стенка нижней части грушевидного органа, окрашенная в зеленовато-серый цвет, имеет многочисленные невысокие складки, расходящиеся в разных направлениях.

"Малиновая железа" представляет собой высокие железистые складки, окружающие борозду, направляющуюся к протоку лейбей-

новской железы. Складки по обе стороны борозды состоят из отдельных расположенных в ряд долей. Так как складки "малиновой железы" лишены темного пигмента, который содержится в клетках этой части пищевода, снаружи "малиновая железа" имеет вид светлых извитых полос.

Полость пищевода рапаны выстлана цилиндрическим эпителием, состоящим из ресничных и мукусных клеток /рис. 14/.

Во всех отделах пищевода апикальный край эпителиальных ресничных клеток имеет бороздчатую каемку, снизу эпителий подстилается базальной мембраной; в клетках эпителия овальное или удлиненное ядро размером 7-9 мк со множеством ядрышек лежит в центре клетки. В разных отделах пищевода высота и характер цитоплазматических включений эпителиальных клеток различные. Высота эпителиальных клеток переднего отдела пищевода 80-85 мк, среднего - до 140 мк, заднего - 30-40 мк. В переднем отделе пищевода цитоплазма эпителиальных клеток лишена включений и имеет светлый однородный вид, в среднем отделе верхняя часть эпителиальных клеток заполнена мелкими зеленовато-серыми гранулами, а в заднем отделе содержит мелкие темно-коричневые гранулы. Мукусные клетки пищевода рапаны интенсивно окрашиваются паральдегид-фуксином, метакроматически толуидиновым синим, дают положительную ШИК-реакцию и секретируют смесь кислых мукополисахаридов и мукопротеинов. В разных отделах пищевода количество мукусных клеток не одинаково, несколько изменяется и их форма. Наиболее многочисленны мукусные клетки в переднем и среднем отделах пищевода, в заднем отделе они встречаются в очень незначительном количестве. В переднем и заднем отделах пищевода мукусные клетки овальной формы, на переднем конце суженные, по высоте почти равны эпителию; в среднем отделе мукусные клетки бокаловидные, расширенная часть их занимает верхнюю треть или половину высоты эпителия, вниз от нее до базальной мембраны тянется тонкая ножка.

Эпителий, выстилающий полость и складки органа Лейблейна и "малиновую железу", значительно отличается от остального эпителия пищевода. Стенка розовой утолщенной части органа Лейблейна и толстые складки, свисающие в полость грушевидного органа, состоят из очень высоких узких клеток, высота которых достигает 240-400 мк.

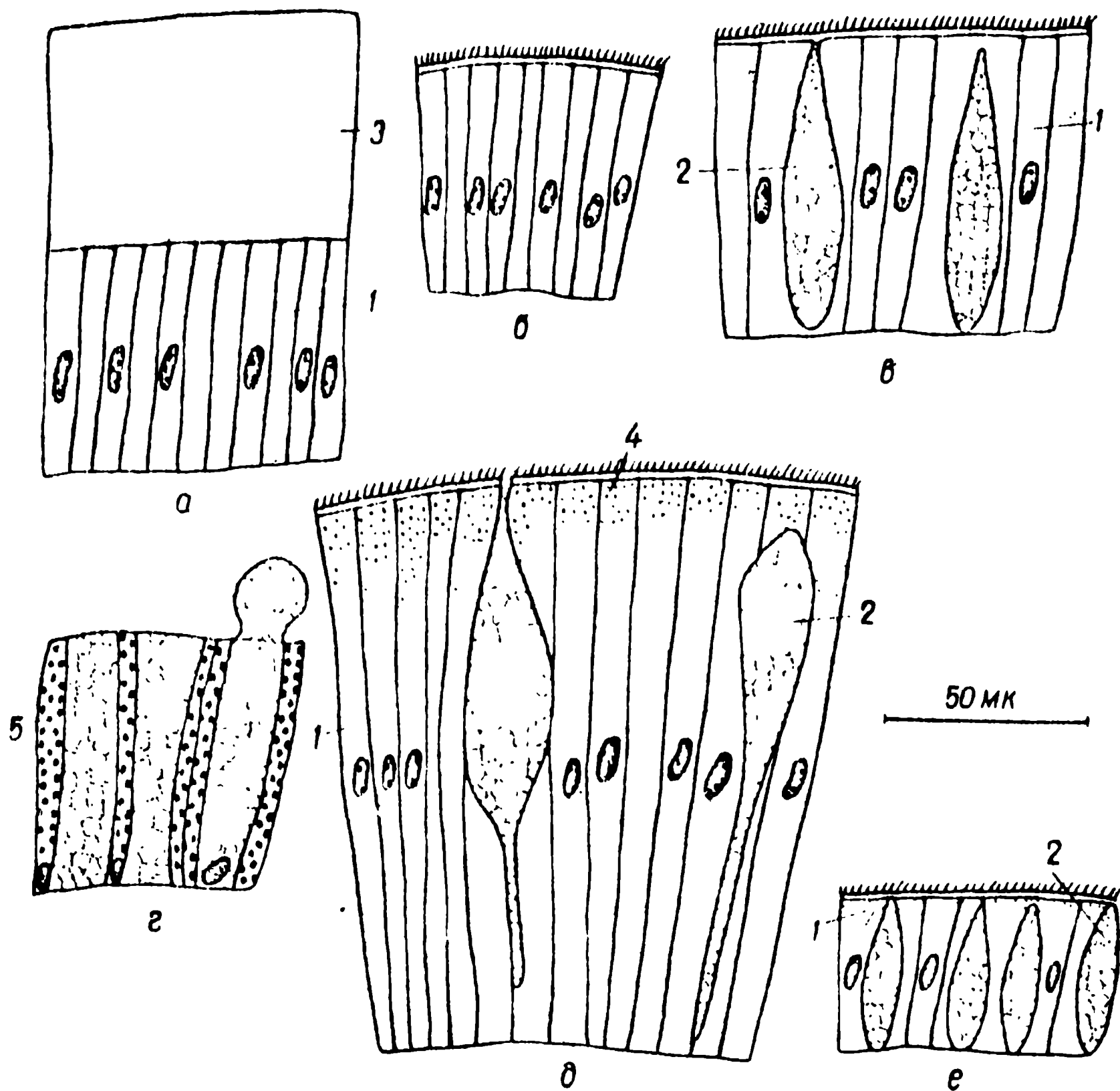


Рис.14. Гистологическое строение глотки и пищевода:

а - эпителий вентрального валика глотки, б - эпителий дорсального канала глотки, в - эпителий переднего отдела пищевода, г - эпителий "малиновой железы" у основания дорсальных складок, д - эпителий среднего отдела пищевода, е - эпителий среднего отдела пищевода; 1 - эпителиальные клетки, 2 - мукусные клетки, 3 - кутикула, 4 - пигментные гранулы, 5 - гранулярные клетки.

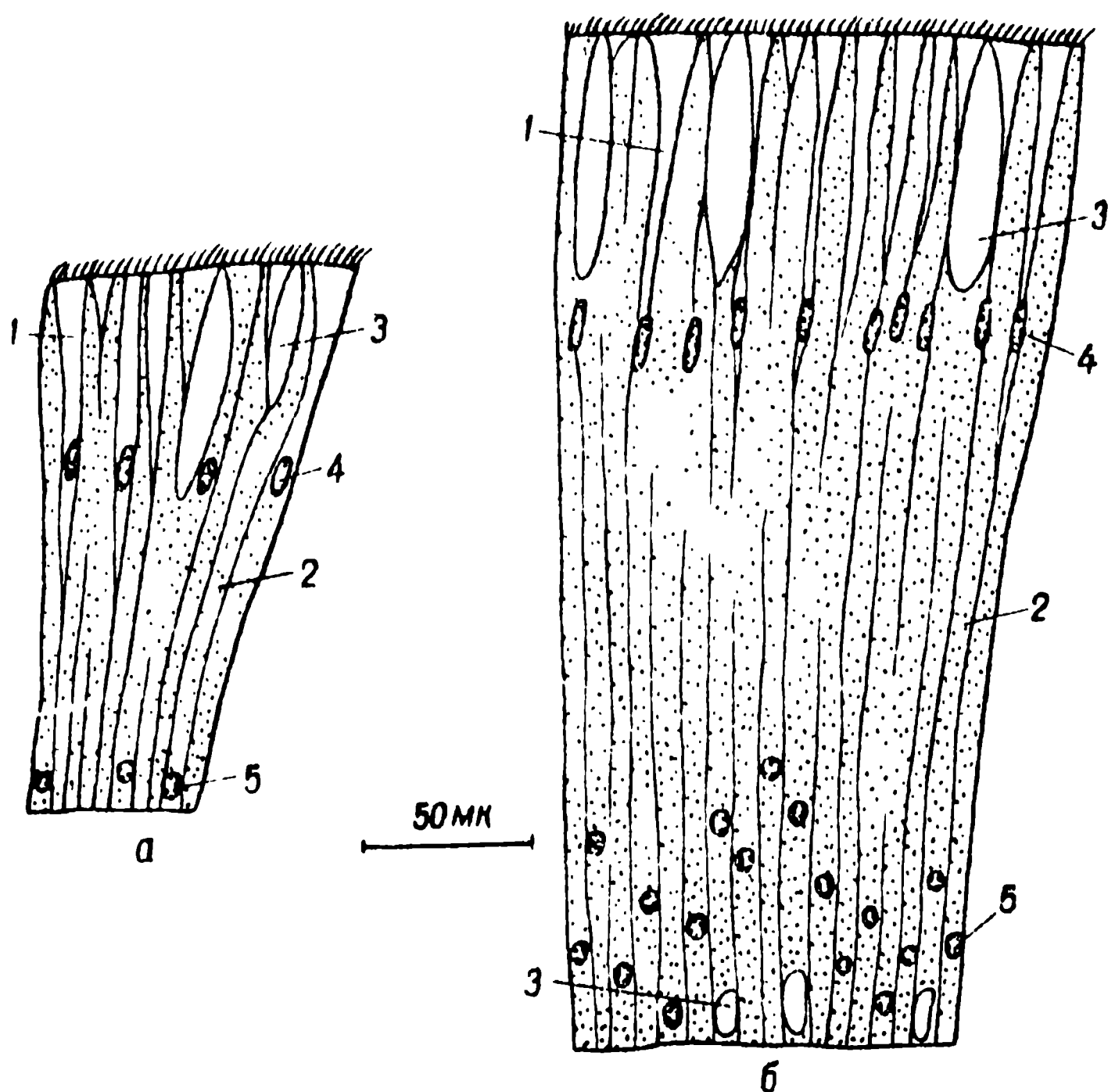


Рис. 15. Гистологическое строение органа Лейблейна:

а - эпителий складок, б - эпителий утолщенной стенки; 1 - ресничные клетки, 2 - железистые клетки, 3 - каротиноидные вакуоли, 4 - ядра ресничных клеток, 5 - ядра железистых клеток.

Округлые или овальные ядра клеток, размером 6-7 мк, лежат в нижней части клеток. Цитоплазма заполнена мелкими гранулами, которые окрашиваются анилиновым синим по Маллори и слабо - гематоксилином. Гранулы не дают ШИК-реакции и не окрашиваются толуидиновым синим, но обнаруживают реакции на белки и являются, по-видимому, белковым секретом. На препаратах часто около стенки органа Лейблейна видны капли секрета. В верхней части эпителия между железистыми клетками расположены небольшие ресничные клетки с удлинёнными ядрами.

Характерной особенностью железистого эпителия органа Лейблейна является присутствие больших удлинённых желто-коричневых

вакуолей, придающих верхней части грушевидного органа розовый цвет. Вакуоли дают реакции на липиды (с суданом III и осмиевой кислотой) и на каротиноиды (с серной кислотой, с йодом). В опирте и глицерине вакуоли вместе с коричневым пигментом растворяются. Такие же вакуоли, но меньшего размера, встречаются в базальной части эпителия. Складки нижней, темной части грушевидного органа выстланы эпителием, таким же, как и большая часть среднего отдела пищевода, эпителиальные клетки содержат темно-зеленые гранулы.

Дорсальные складки в области "малиновой железы" выстланы высоким цилиндрическим эпителием, достигающим 360 мк. Большая часть дорсальных складок лишена темного пигмента, наружная поверхность складок, как и остальные мелкие складки, окрашена в темно-зеленый цвет. Среди эпителиальных ресничных клеток встречается много бокаловидных мукусных клеток. У основания дорсальных складок лежат узкие клетки, заполненные мелкими гранулами (рис. 15, г), которые интенсивно окрашиваются анилиновым синим и дают интенсивную ШИК-реакцию.

Дорсальные складки "малиновой железы" подходят к короткому протоку пищеводной лейблейновской железы. Большая светло-коричневая лейблейновская железа имеет конусовидную форму, передний конец ее широкий и слегка округлен, задний постепенно сужается и заостряется.

Передняя половина железы снизу имеет срезанную поверхность, которой лейблейновская железа лежит на слюнных железах; вдоль задней части железы проходит глубокий канал, в котором размещаются пищевод и аорта. Вокруг всей лейблейновской железы проходит винтообразно закрученная очень глубокая щель, которая делает два оборота, выявляя спирально закрученную утолщенную трубку, обороты которой плотно прилегают друг к другу, образуя компактную массу железы. Внутри по верхней поверхности трубки проходит белая полоска, представляющая две невысокие широкие дорсальные складки с бороздой между ними. От стенок трубки перпендикулярно борозде отходят многочисленные очень высокие складки в виде тесно расположенных пластинок.

Складки лейблейновской железы раны выстланы эпителием, лишенным бороздчатой каемки и ресничек. Верхние концы высоких

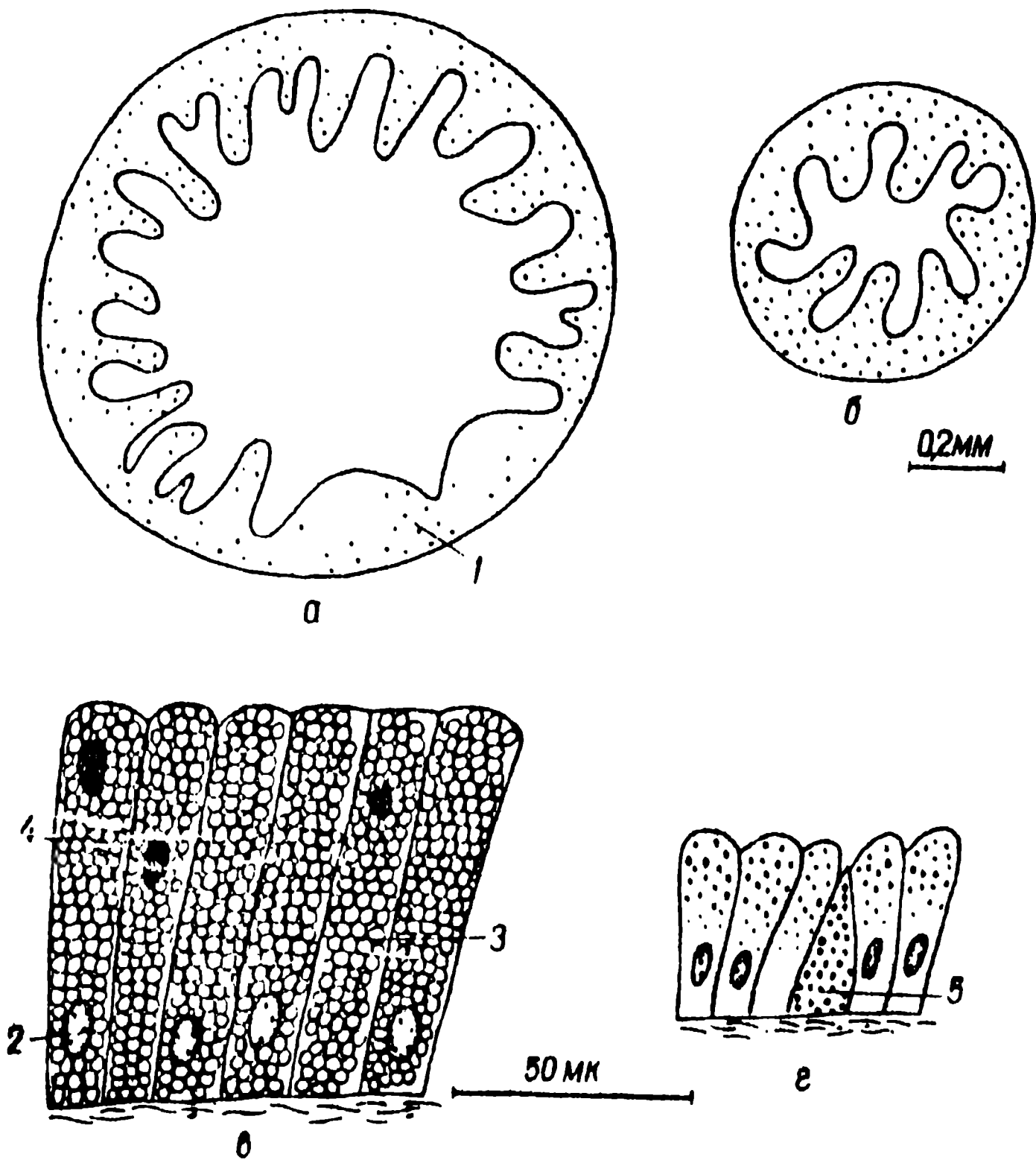


Рис. 16. Лейблейновская железа:

а - поперечный разрез заднего конца железы, б - поперечный разрез заднего канала железы, в - эпителий складок железы, г - эпителий складок заднего канала железы; 1 - дорсальные складки, 2 - ядра, 3 - белковые гранулы, 4 - липо-усциновые глыбки, 5 - гранулярные клетки.

Узких клеток, достигающих 80-90 мк, часто округлены и свободно вдаются в полость железы; иногда поверхность эпителия ровная. Овальное ядро, размером 7-8 мк, лежит в базальной части клетки.

Цитоплазма полностью заполнена круглыми гранулами, размером до 4–6 мк, напоминающими гранулы пищеварительных клеток пищеварительной железы (рис. 16). Гранулы окрашиваются гематоксилином и по Маллори анилиновым синим или оранжем G. Они не дают ШИК-реакции, но обнаруживают гистохимические реакции на белки. На замороженных срезах выявляются жировые капли, окрашивающиеся суданом III и осмисовой кислотой. В некоторых клетках содержатся крупные коричневые глыбки неправильной формы, размером 10–12 мм; они не растворяются в спирте и дают реакции на липофусцины. Среди обычных клеток изредка встречаются очень узкие клетки с мелкими, размером до 1 мк, фуксинофильными гранулами, дающими интенсивную ШИК-реакцию.

От заднего заостренного конца лейбелейновской железы отходит довольно длинный тонкий канал светло-коричневого цвета. Он проходит между висцеральными ганглиями, огибает почечное отверстие и здесь расширяется в округлую ампулу с очень тонкой стенкой; рядом с этой ампулой лежит такая же тонкостенная ампула, отделенная от первой перетяжкой; от второй ампулы отходит короткий слепо заканчивающийся проток, имеющий такие же, как и в ампулах, тонкие стенки /рис. 16/.

Снаружи канал лейбелейновской железы покрыт слоем соединительной ткани, внутри полости имеются многочисленные складки (рис. 16, б). Эпителий складок состоит из невысоких булавовидных клеток с ресничками. В узкой базальной части лежит ядро, в расширенной апикальной части, прямо в цитоплазме или внутри вакуолей размещаются мелкие гранулы и конкреции (рис. 16, г), которые находятся и в полости канала. Помимо ресничных булавовидных клеток в эпителии протока встречаются гранулярные клетки, окрашивающиеся анилиновым синим или кислым фуксином по Маллори. Эпителий заднего канала лейбелейновской железы рапанный, по-видимому, является экскреторным и по виду напоминает эпителий почки и нефридиальной железы.

Задний отдел пищевода впадает в относительно небольшой желудок.

Снаружи на поверхности висцеральной массы видна только дорсальная сторона желудка и подходящие к нему пищевод и кишка, остальная часть желудка скрыта пищеварительной железой.

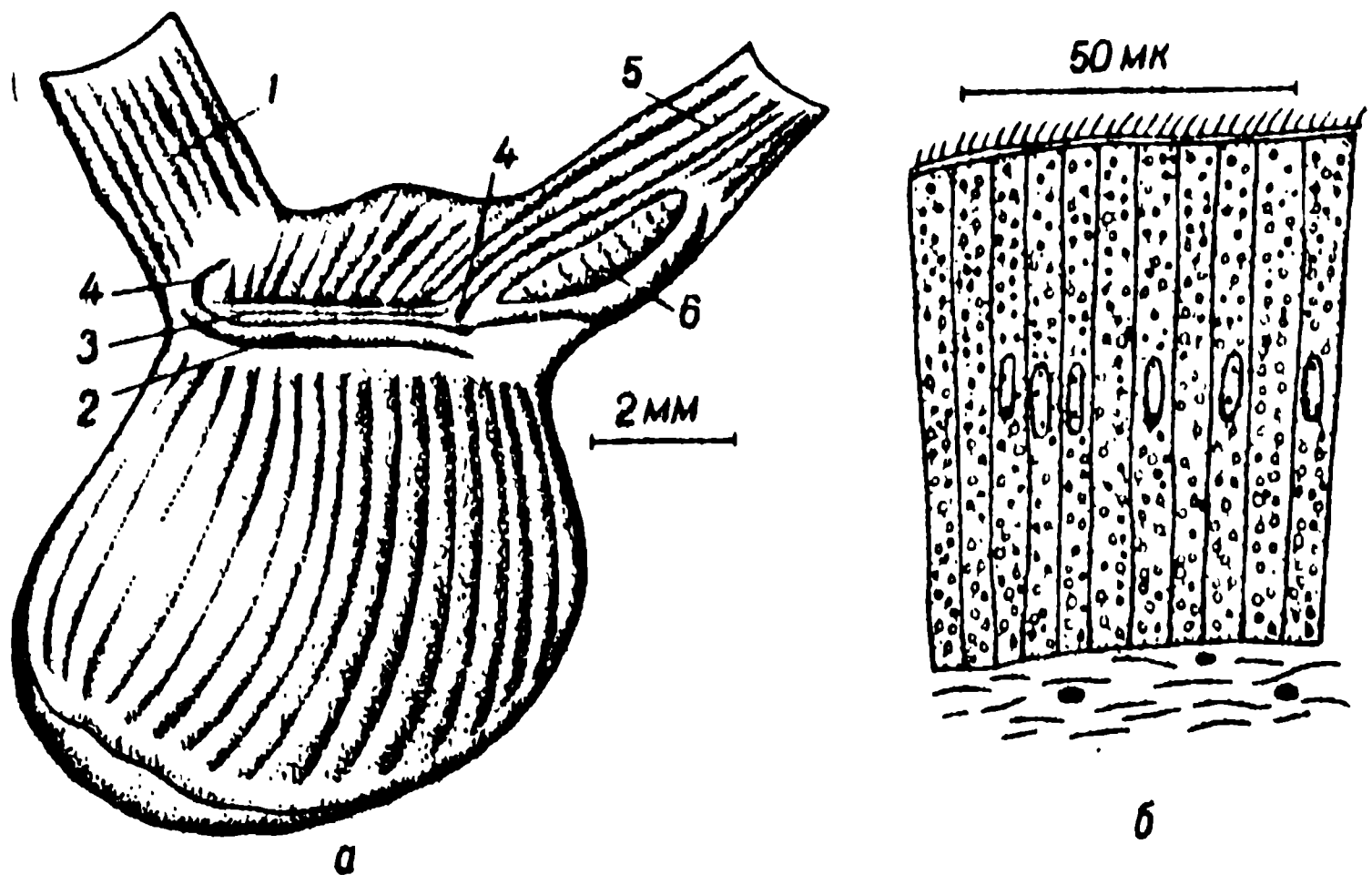


Рис. 17. Желудок рапаны:

а - вскрытый желудок, б - эпителий складок желудка; 1 - пищевод, 2 - тифлозоль, 3 - кишечная борозда, 4 - протоки пищеварительной железы, 5 - кишка, 6 - задний карман желудка.

Пищевод подходит к желудку в верхней левой его части. От отверстия пищевода по внутренней стенке желудка идет довольно большой валик, отделяющий борозду, направляющуюся к отверстию кишки /рис. 17, а/. Впереди борозда под входным отверстием пищевода переходит в трубку широкого протока пищеварительной железы. На дне передней части борозды лежит отверстие второго, значительно более узкого протока пищеварительной железы. Внутри полости желудка перпендикулярно кишечной борозде проходят многочисленные невысокие складки, в борозде они идут в продольном направлении. Передний нижний конец желудка несколько вытянут в большой широкий карман. При входе в кишку также имеется неширокий, но довольно длинный карман в виде углубления, окруженного валиками.

Стенки желудка выстланы ресничным цилиндрическим эпителием высотой 60-80 мк. Овально-удлиненное ядро, размером 10-12 мк, обычно лежит в центре эпителиальной клетки (рис. 17, б). Цитоплазма содержит многочисленные мелкие гранулы, окрашивающиеся гематоксилином, и малюнькие светлые вакуоли. Часто на препаратах видны капли, вытекающие из клеток в полость желудка. Особенно много таких секретирующих клеток в эпителии кармана, расположенного у входа в кишку. Содержимое эпителиальных клеток не дает ШИК-реакции и, вероятно, представляет собой белковый ферментный секрет. Кроме ресничных эпителиальных клеток в эпителии желудка встречаются бокаловидные мукусные клетки, но их здесь очень мало.

Пищеварительная железа или печень рапаны имеет очень большие размеры, окрашена в коричневый цвет; вместе с гонадой она занимает все верхние обороты раковины. Два довольно широких протока пищеварительной железы, отходящие от желудка, дихотомически разветвляются на более тонкие протоки и заканчиваются многочисленными тубулами, плотно прижатыми друг к другу и образующими компактную массу пищеварительной железы.

Более широкий передний проток, открывающийся в желудок под отверстием пищевода, достигает в диаметре 1,5 мм. Протоки пищеварительной железы выстланы ресничным цилиндрическим эпителием, а тубулы пищеварительной железы — высокими узкими цилиндрическими клетками, заполненными круглыми гранулами. Клетки этого основного типа могут рассматриваться как пищеварительные. Кроме пищеварительных клеток в тубулах пищеварительной железы рапаны встречаются в меньшем количестве клетки второго типа, характеризующиеся треугольной формой и светлой цитоплазмой (рис. 18, б).

Пищеварительные клетки имеют высоту 50-60 мк, округлое ядро их, размером 6-7 мк, расположено в базальной части клетки. Вся цитоплазма, за исключением узкой полоски в апикальной части клетки, где сохраняется свободная цитоплазма, заполнена круглыми гранулами размером до 4-5 мк. Гранулы окрашиваются оранжем G по Маллори, слабо гематоксилином и дают реакции на белки. Они, вероятно, накапливаются в пищеварительной железе в качестве запасных веществ в результате адсорбции пищевых материалов. В пользу этого говорит то, что при длительном голо-

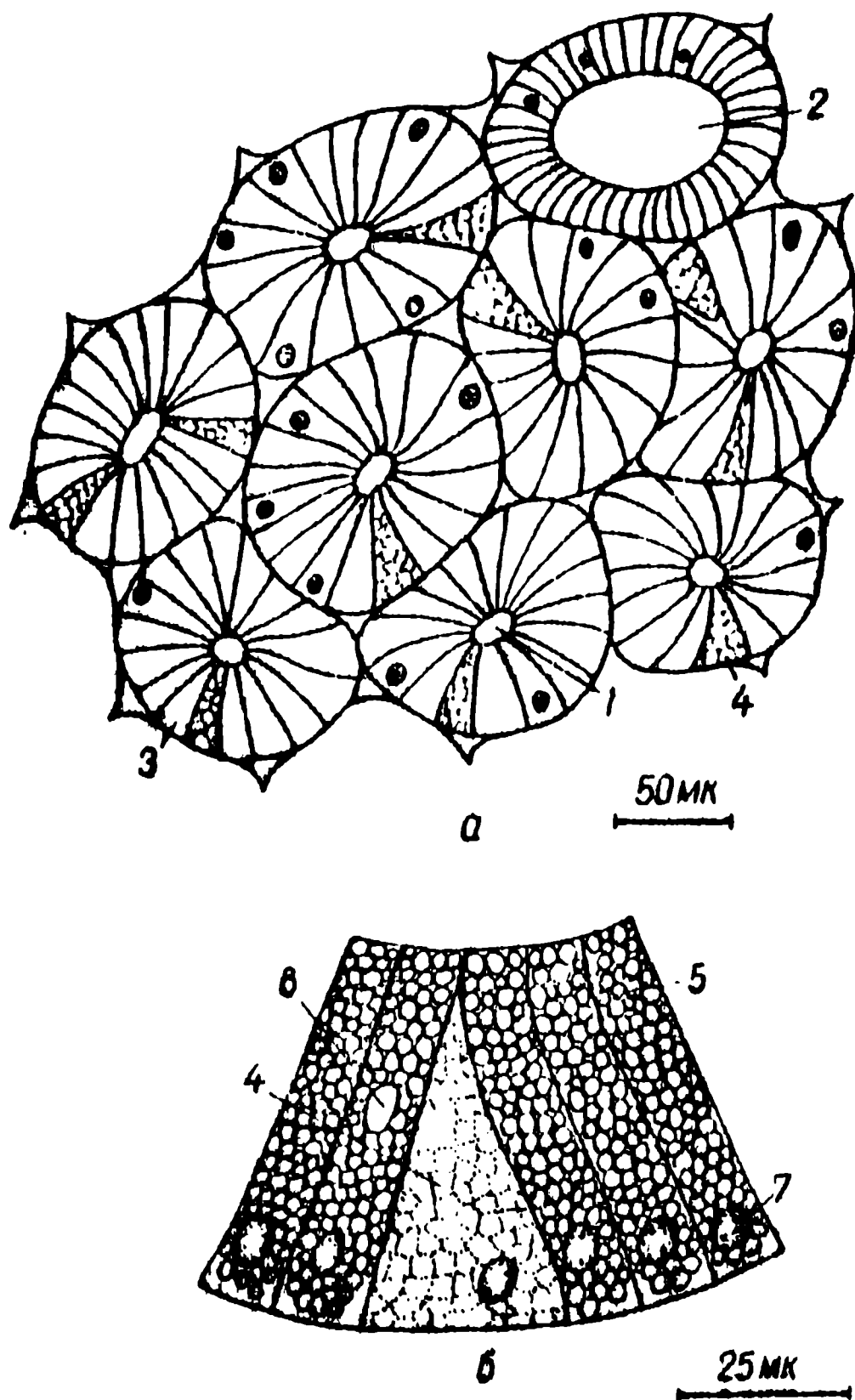


Рис. 18. Пищеварительная железа рапаны:

а - поперечный разрез части железы (схема),
б - гистологическое строение железы; 1 - тубулы, 2 - проток,
3 - пищеварительные клетки; 4 - секреторные клетки, 5 - бел-
ковые гранулы, 6 - жировые вакуоли, 7 - ядра.

дании количество гранул в клетках пищеварительной железы рапа-
ны резко сокращается, объем пищеварительной железы уменьшается
и она из коричневой превращается в серую.

Помимо белковых гранул в клетках пищеварительной железы обнаруживаются в небольшом количестве жировые капли, окрашивающиеся суданом III и осмиевой кислотой, и мелкие гликогеновые гранулы, окрашивающиеся йодом. Изредка в клетках встречаются также же, как и в лейбелейновской железе, коричневые глыбки липофусцинов, но количество этих глыбок в пищеварительной железе несравненно меньше, чем в лейбелейновской железе.

Клетки второго типа являются, по-видимому, секреторными. Они имеют треугольную форму и такое же, как и в пищеварительных клетках, ядро. Цитоплазма содержит большое количество маленьких вакуолей размером до 2 мк, вокруг них лежат очень мелкие, интенсивно окрашивающиеся гематоксилином гранулы, которые придают цитоплазме сетчатый вид.

Кишка отходит от задней части желудка в виде тонкой трубки и идет параллельно пищеводу до области перикардия, затем поворачивает направо, идет под почкой и вдоль мантийной полости, значительно расширяясь и в то же время уплощаясь в дорсо-вентральном направлении и, наконец, перед анальным отверстием резко сужается. На внутренней стенке кишки заметны невысокие продольные складки, выстланные узкими цилиндрическими эпителиальными клетками высотой 70-140 мк. В самом заднем узком конце кишки высота эпителия меньше - 25-60 мк. Наружный край эпителия снабжен бороздчатой каемкой и ресничками. Удлиненно-овальное ядро размером 9-12 мк лежит в центре эпителиальной клетки.

Кроме ресничных клеток в эпителии кишки встречаются железистые клетки двух типов - бокаловидные и гранулярные. Гранулярные железистые клетки заполнены большими гранулами, размером 2-3 мк, окрашивающимися кислым фуксином или оранжем G по Маллори, и очень мелкими гранулами, которые интенсивно окрашиваются гематоксилином. Они не дают ШИК-реакции, не окрашиваются толуидиновым синим и секретируют, вероятно, белки. Гранулярные железистые клетки встречаются только в расширенной части кишки, здесь их бывает очень много. Бокаловидные клетки также, по-видимому, являются белковыми и встречаются по всей кишке, но больше всего в самом заднем тонком отделе кишки.

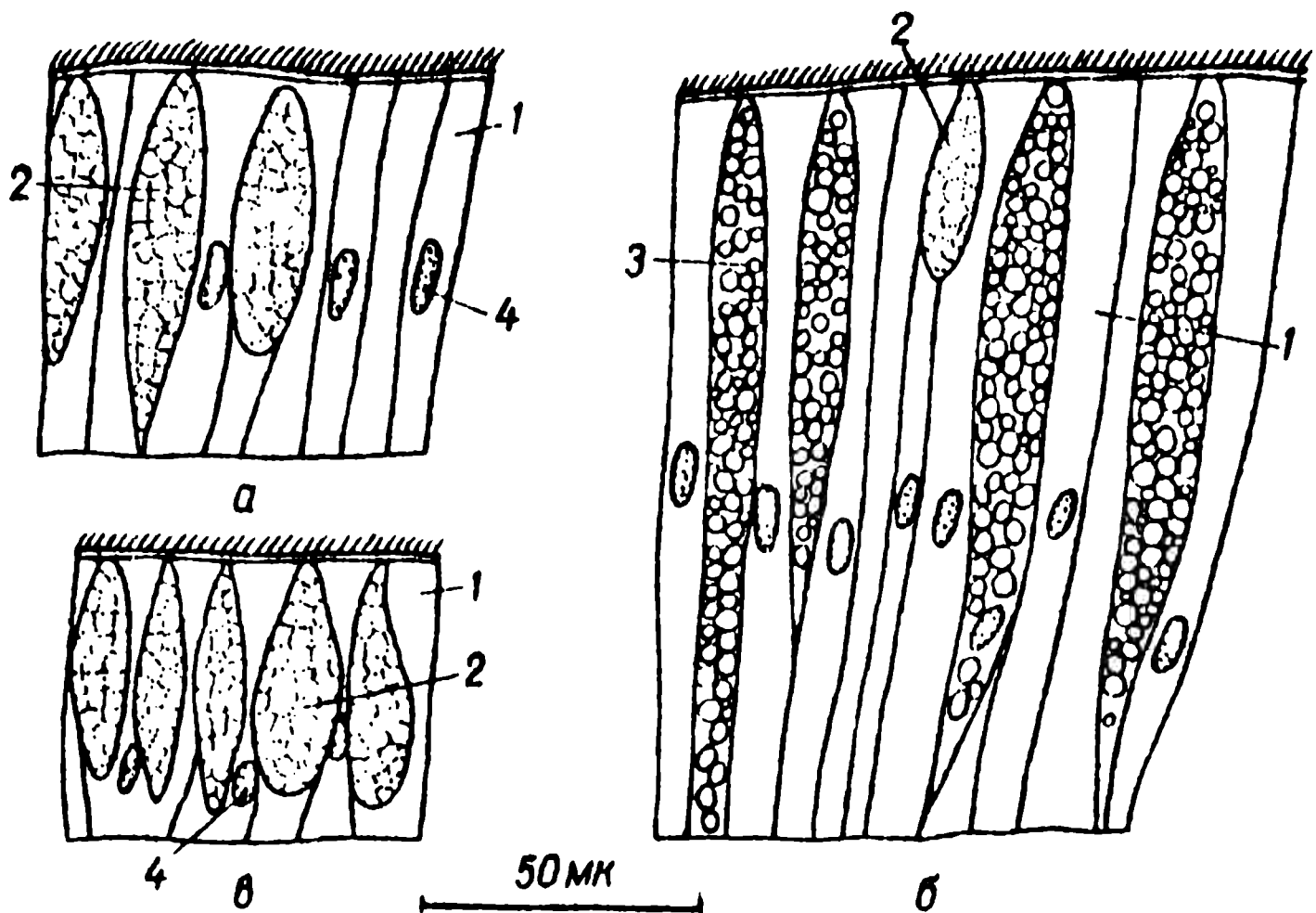


Рис.19. Гистологическое строение кишки:

а - передний отдел кишки, б - расширенный отдел кишки, в - задний конец кишки; 1 - эпителиальные клетки, 2 - бокаловидные протеиновые клетки, 3 - гранулярные клетки, 4 - ядра эпителиальных клеток.

Функциональный анализ

Брюхоногие моллюски семейства Muricidae являются хищниками, способ нападения на жертву у разных представителей не одинаковый. Многие мурициды просверливают в раковине двустворчатых моллюсков круглое отверстие, через которое они вводят яд, заставляющий раковину раскрыться. Это характерно для *Nucella lapillus* (Moore, 1938; Беклемишев, 1952; Матвеева, 1955), *Thais haemistomata* (Burkenroad, 1931), *Urosalpinx cinerea* (Federighi, 1931; Cole, 1942; Carriker, 1953), *Tritonalia erinacea* (Ortob, 1927), *Trophonopsis brevatus* (Зернов, 1913), *Eupleura* (Carriker, 1953), *Morula granulata* (Shi-

Kuei Wu, 1966), *Muricopsis*, *Pseudoneptunea* (Abbot, 1963). У некоторых из этих мурицид на ноге найден специальный сверлящий орган (*Urosalpinx*, *Nucella*, *Tritonalia*, *Eupleura*). Сверлящие мурициды обычно небольших размеров.

Некоторые виды *Muricidae* открывают раковины двустворчатых моллюсков без просверливания отверстий. Это, в основном, крупные моллюски: *Murex brandaris* (Alperis, 1934), *Murex fortispina* (Ankel, 1938), *Rapana*. Очень крупный *Murex fortispina* раздавливает раковины двустворчатых моллюсков острым шипом на устье раковины и втягивает их ногой внутрь своей раковины. Открывать раковину двустворчатых моллюсков без просверливания при помощи мышечной силы ноги способны и другие крупные хищные переднежаберные моллюски — *Sycoturus*, *Fulgur* (Ankel, 1938).

Некоторые мурициды питаются объектами, не имеющими твердой раковины, — губками, голотуриями, трупами рыб, например, *Duracina* (Shi-Kuei, 1966), *Murex brandaris* (Alperis, 1934). *Rapana* также способна питаться падалью, но у рапаны такое питание всегда является вынужденным, когда живых объектов не хватает.

Открывают раковины двустворчатых моллюсков без просверливания крупные мурициды, обладающие достаточно мощной мускулатурой ноги. Такие крупные мурициды связаны в основном с тропическими морями, иногда они встречаются и в субтропических морях (многие виды *Murex*, *Rapana*). Сверлящие мурициды встречаются в тропических и субтропических морях, а также в бореальных и арктических. Развитие сверления у *Muricidae*, вероятно, связано с уменьшением размеров моллюсков. Другим изменением способа питания при уменьшении размеров тела является переход на питание животными, не имеющими твердой раковины. Для рапаны характерен, по-видимому, первоначальный способ питания — она открывает раковины двустворчатых моллюсков без просверливания отверстий. Однако интересно отметить, что очень молодые рапаны могут просверливать в раковине жертвы круглые отверстия.

Раскрывание раковины у жертвы рапаны происходит следующим образом. Рапана наползает на моллюска и, прикрепившись ногой к створкам, растягивает их. От длительного напряжения за-

мыкательные мышцы моллюска ослабевают и створки слегка приоткрываются. В образующуюся щель рапана вводит из гипобранхиальной железы слизь с ядом, парализующим замыкательные мышцы. Когда створки раскрываются, рапана вводит внутрь раковины хобот и выедает мягкое тело моллюска.

В связи с хищным образом жизни у рапаны хорошо развиты мускулатура глотки, зубы радулы и особенно ретракторы радулярной пластинки, которые осуществляют передвижение радулярной пластинки и кусательные движения радулы; в ретракторах содержится тканевой гемоглобин, что повышает их работоспособность.

Работу терки и всего буккального аппарата можно представить так. Хобот вследствие увеличившегося гидростатического давления полостной жидкости выбрасывается через ринхостом вперед и вводится между створками жертвы. Буккальная масса при сокращении протрактора глотки подтягивается вперед и передний конец одонтофора с зубами терки слегка высовывается из ротового отверстия. Вентральный ретрактор субрадулярной мембраны тянет радулярную мембрану вперед, а боковые зубы радулы, прижатые над радулярными хрящами к центральному зубу, над передним концом одонтофора перед ротовым отверстием расходятся в стороны.

Рапана в отличие от растительноядных брюхоногих моллюсков, скребущих теркой, откусывает своей теркой кусочки мяса жертвы. В пищеводе и желудке недавно питавшейся рапаны можно найти довольно крупные кусочки мяса. Откусывание происходит при сокращении ретракторов радулярной пластинки, которые тянут радулярную пластинку назад, при этом большой острый центральный зуб радулы вонзается в мясо снизу, а острые боковые зубы — с боков и таким образом вырывают куски мяса.

Радула у рапаны значительно развита, она имеет крепкие и сильные зубы. Интересно сравнить строение центрального зуба радулы рапаны и других мурицид, сверлящих раковины двустворчатых моллюсков, открывающих их без просверливания или вообще перешедших на питание мягкими объектами. Ши-Куей Ву (1966), проводивший сравнительное изучение радулы двух мурицид — сверлящей *Mogula granulata* и питающейся мягкими объектами *Drupa risina*, отмечает, что у *D. risina*, у которой промежуточные зубцы центрального зуба радулы зазубрены медиально и латерально, радула функционирует как скребущий орган,

а у *M. granulata*, у которой на центральном зубе радулы имеется три гладких зубчика и маленький зубчик между средним и промежуточным, радула приспособлена к сверлению. Подобная форма центрального зуба радулы и у сверлящего моллюска *Urosalpinx cinerea* (Carriger, 1943).

Строение центрального зуба радулы рапаны напоминает строение такого зуба радулы *Drupa*. У взрослых рапан, как и у *Drupa*, промежуточные зубцы зазубрены медиально и латерально. Большой крепкий средний зубец облегчает откусывание мяса. В отличие от *Drupa*, у взрослых рапан краевые зубцы отсутствуют, однако у молодых рапан, размером до 17 мм, краевые зубцы хорошо выражены, а средний зубец ниже, примерно такой же высоты, как и краевые. Этим центральный зуб молодых рапан приближается к сверлящему типу.

Слюнные железы *Muricidae* достигают больших размеров, они секретируют протеолитические ферменты (Hirsch, 1915; Mansur-Vek, 1934). Наши опыты с перевариванием рапаной белка подтверждают наличие у нее в слюнных железах протеазы. У некоторых мурицид кроме основных слюнных желез ацинозного типа имеется еще пара дополнительных трубчатых слюнных желез.

Дополнительные слюнные железы встречаются у *Purpura* (Fretter, Graham, 1962), у *Drupa* и *Morula* (Shi-Kuei Wu, 1966), имеются они и у рапаны. Трубчатые слюнные железы встречаются во многих семействах *Prosobranchia-Hydrobiidae*, *Rissoiidae*, *Calyptraeidae* (Fretter, Graham, 1962), но у них отсутствуют слюнные железы ацинозного типа. Дополнительные слюнные железы найдены также в сем. *Olividae* у хищной *Oliva* (Küttler, 1913). Фреттер и Грэхэм (1962) считают, что дополнительные слюнные железы *Purpura* не секретируют ферментов, а их секрет имеет белковую природу и служит для дополнительной смазки радулы. У рапаны дополнительные слюнные железы тоже секретируют белки.

Слюнные железы сверлящих мурицид не содержат кислоты. Старые указания на это являются ошибочными. Нет кислоты и в слюнных железах молодых рапан, они просверливают раковинки молодых двустворчатых моллюсков при помощи терки, механическим путем. В слюнных железах *Muricidae* отсутствуют ядовитые вещества, найденные у близкого семейства *Buccinidae*, включающего трупоедов

и хищников. Велш (Welsh, 1956) показал, что слюнная железа *Buccinum undatum* продуцирует 5-гидрокситирамин, это же вещество вырабатывает гипобранхиальная железа мурцид. Фэнге (Fänge, 1958) нашел ацетилхолиноподобное вещество в слюнных железах *Neptunea antiqua*. Приспособление к хищному образу жизни в подотряде *Stenoglossa* шло двумя путями: в *Muricidae* яд начал вырабатываться в гипобранхиальной железе, а в сем. *Buccinidae* - в слюнных железах.

В сем. *Muricidae* пищевод имеет сложное строение, в нем дифференцируются специальные железистые структуры, не встречающиеся у других моллюсков - орган Лейбейна, "малиновая железа"; пищеводная лейбейновская железа в сем. *Muricidae* достигает очень больших размеров.

Основная функция пищевода - проведение пищи из полости глотки в полость желудка. Продвижение пищи осуществляется ресничным током и при помощи перистальтики пищевода. Стенки пищевода смазываются слизью, выделяемой мукусными клетками пищевода. Кроме основной функции, пищевод рапаны выполняет и ряд других функций - секреции пищеварительных ферментов, адсорбции пищевых материалов, накопления запасных питательных веществ и экскреции. Для рассмотрения этих функций необходимо остановиться на железистых структурах пищевода.

Орган Лейбейна известен у *Murex* (Hirsch, 1914), *Purpura* (Fretter, Graham, 1962), *Drupa*, *Mogula* (Shi-Kuei Wu, 1966). Анкель (Ankel, 1927) и Фреттер, Грэхэм (1962) рассматривают орган Лейбейна как клапан, препятствующий извержению пищи из задних отделов пищевода во время удлинения хобота. У основания клапана, свисающего в полость органа Лейбейна, Фреттер и Грэхэм описывают у *Purpura* железистую подушку, состоящую, как они считают, из мукусных клеток. То же отмечает и Ши-Куй Ву (1966) для *Drupa ricina* и *Mogula granulata*. Но у *Drupa* и *Mogula* железистая подушка занимает небольшой пояс у основания складок органа Лейбейна, а у рапаны железистая подушка широкая и занимает почти половину грушевидного расширения. Железистые клетки стенок и складок органа Лейбейна у рапаны дают отрицательную ШИК-реакцию, не окрашиваются толуидиновым синим, следовательно, их нельзя считать мукусными. Они обнаруживают гистохимические реакции на белки и, возможно, секретируют ферменты.

Железистый эпителий органа Лейбейна и "малиновой железы" содержит каротиноиды. Они, вероятно, поступают в клетки пищеварительного тракта рапаны вместе с пищей и накапливаются в определенных отделах пищеварительного тракта. Адсорбированные каротиноиды разносятся по всему телу и в значительной степени концентрируются в гонадах; по-видимому, они играют какую-то роль в процессах гаметогенеза.

Железистый характер носят клетки "малиновой железы" рапаны. "Малиновая железа", названная так Галлером (Haller, 1888, по Nirsch, 1915), у *Murex* имеет вид слепого выроста перед входом в лейбейновскую железу. Гирш (Nirsch, 1915) описал ее у *Murex* как "ложный пищеводный мешок". У *Nucella lapillus*, по данным Фреттер и Грэхэма (1962), "малиновая железа", как и у рапаны, имеет ряд извитых светлых полос. Клетки "малиновой железы", вероятно, секретируют ферменты.

Лейбейновская железа встречается в подотряде *Stenoglossa*, но, кроме *Murexaceae*, в других надсемействах (*Buccinacea*, *Volutacea*) она развита незначительно. Основная функция лейбейновской железы рапаны — адсорбция пищевых материалов. Адсорбирующая роль лейбейновской железы была показана на *Murex* еще Гиршем (1924). Но наряду с адсорбирующей функцией необходимо признать за лейбейновской железой и резервную функцию. Клетки лейбейновской железы содержат большое количество крупных белковых гранул и капель жира. При длительном голодании количество белковых гранул в лейбейновской железе уменьшается, железа становится дряблой.

Клетки лейбейновской железы секретируют ферменты. В лейбейновской железе *Murex* найдены амилаза, липаза (Nirsch, 1915), протеаза (Mansur-Bek, 1934). Клетки лейбейновской железы рапаны по характеру своих включений напоминают пищеварительные железы. Но в пищеварительной железе имеются и специальные секреторные клетки, а в лейбейновской железе такие клетки отсутствуют. Возможно, что в лейбейновской железе мурицид, в связи с адсорбирующей и, особенно, резервной функцией, секреторная функция в какой-то степени подавлена. Этим, может быть, вызвано развитие в среднем отделе мурицид особых железистых структур — органа Лейбейна, "малиновой железы"; секреторная функция, вероятно, свойственна и заднему отделу пищевода.

У рапаны лейблейновская железа несет также и экскреторную функцию. Клетки лейблейновской железы рапаны содержат глыбки липофусцинов. Такие же глыбки встречаются и в фекалиях. В очень небольшом количестве, гораздо меньшем, чем в лейблейновской железе, они встречаются и в пищеварительной железе, но основное место экскреции липофусцинов — лейблейновская железа.

Интересной особенностью лейблейновской железы рапаны является наличие у нее довольно длинного заднего канала, заканчивающегося тонкостенной ампулой, к которой примыкает вторая тонкостенная ампула с отходящим от нее коротким, тоже тонкостенным, слепо заканчивающимся каналом. У *Murex* и *Nucella* лейблейновская железа представлена в виде большого заостряющегося на заднем конце мешка. Судя по рисунку Фреттер и Грэхэма (1962), острый задний конец лейблейновской железы *Nucella lapillus* слегка заходит за висцеральные ганглии и заканчивается слепо. У *Ugula* и *Moquela* от заднего конца лейблейновской железы отходит короткий канал с маленькой ампулой на конце (Shi-Kuei Wu, 1966). Фреттер и Грэхэм (1962) считают, что лейблейновская железа возникла в результате обособления железистой части пищеводной трубки низших *Prosobranchia*. Задний канал лейблейновской железы рапаны, как и сама лейблейновская железа, является обособлением части пищеводной трубки. Он, вероятно, связан с экскреторной функцией: клетки, выстилающие полость канала, имеют вид экскреторных, ампулы, которыми заканчивается канал, лежат внутри полости почки.

Желудок рапаны имеет довольно простое строение. Эпителиальные клетки желудка рапаны обнаруживают морфологические признаки секреторной активности. Как показывают гистохимические определения, их секрет имеет белковую природу. Гистохимическими исследованиями в последние годы обнаружено участие эпителиальных клеток желудка брюхоногих моллюсков в выработке ферментов. Феррери и Дукато (Ferreri und Ducato, 1959) выявили в эпителиальных клетках желудка *Murex trunculus* и *Planorbis corneus*, как и в других отделах пищеварительного тракта, эстеразную (липазную) активность. По данным Феррери (Ferreri, 1961), у *Murex trunculus* наибольшей активности дипептидаза (*dl*-аланилглициндипептидаза) достигает в эпителии желудка. У рапаны в белковом секрете эпителиальных клеток желудка, возможно, также есть пищеварительные ферменты.

Пищеварительная железа рапаны достигает больших размеров, она является органом секреции пищеварительных ферментов и адсорбции пищевых материалов, кроме того, в ней накапливаются резервные питательные вещества. Адсорбирующая роль пищеварительной железы *Murex* установлена Гиршем (1915), он же нашел в пищеварительной железе *Murex* протеазу и липазу. О резервной функции пищеварительной железы рапаны можно судить по большому количеству белковых и гликогеновых гранул и капель жира в пищеварительных клетках, уменьшающихся во время голодания.

Гирш (1924) отмечает в пищеварительной железе *Murex* только один тип клеток, которые, как он считает, являются одновременно пищеварительными и секреторными. Один тип клеток описывает у *Carapace thomasi* и Наказима (Nakazima, 1954). Однако позже Мартойя (Martojia, 1961) нашел в пищеварительной железе *Nassa reticulata* два типа клеток — известковые, которые он считает одновременно секреторными, и ресничные пищеварительные клетки. Наличие секреторных клеток в пищеварительной железе *Stenoglossa* отмечают Фреттер и Грэхэм (1962). Два типа клеток — пищеварительные и секреторные — описал в пищеварительной железе мурцид *Drupa ricina* и *Morula granulata* Ши-Куй Ву (1966). В пищеварительной железе рапаны также обнаруживаются два типа клеток — секреторные и пищеварительные, последние можно назвать также резервными; преобладающим типом являются пищеварительные клетки. Дифференциация секреторных клеток в пищеварительной железе *Stenoglossa*, вероятно, связана, с одной стороны, с развитием полостного пищеварения, а с другой — с развитием резервной функции пищеварительной железы. В связи с этим подавляется экскреторная функция пищеварительной железы. В пищеварительной железе более низко организованных *Taenioglossa*, у которых преобладает внутриклеточное пищеварение, помимо пищеварительных имеются специальные, хорошо выраженные экскреторные клетки, а в пищеварительной железе *Stenoglossa* такие клетки отсутствуют. В пищеварительной железе рапаны сохраняется лишь экскреция липофусцинов, и то в незначительной степени; экскреция липофусцинов больше выражена в лейблейновской железе.

У некоторых брюхоногих моллюсков, особенно у наземных *Pulmonata*, также у некоторых морских *Taenioglossa* и

Stenoglossa наблюдается накопление углекислого кальция в пищеварительной железе. В пищеварительной железе *Helix* имеются особые известковые клетки, в которых накапливаются большие гранулы и конкреции углекислого кальция. У *Nassa reticulata* углекислый кальций откладывается в секреторных клетках (Martoja, 1961). У *Murex*, по данным Гирша (Hirsch, 1916), углекислый кальций локализуется в соединительной ткани пищеварительной железы, между тубулами.

Нами было произведено определение кальция в пищеварительной железе черноморских рапан по методу Крэтена с галловой кислотой. Обнаружить кальций ни в эпителиальных клетках, ни в соединительной ткани не удалось. Большие известковые конкреции выявляются только в соединительной ткани гонад, между тубулами.

В литературе данные о гистологии кишки *Prosobranchia* в том числе и *Muricidae*, немногочисленны. В кишке *Patella* (Graham, 1932), *Skeneopsis* (Fretter, 1948), *Haliotis* (Campbell, 1965) встречаются мукусные клетки. Среди *Muricidae* мукусные клетки отмечены в кишке *Drupa* и *Morula* (Chi-Kuei Wu, 1966), однако гистологических определений мукуса автор не проводил.

В эпителии кишки рапаны не удастся обнаружить мукусных клеток, оба имеющихся типа клеток — бокаловидные и гранулярные — секретируют белки. Железистые клетки с протеиновыми гранулами найдены также в кишке *Cerithiopsis* (Fretter, 1951). В расширенной части кишки рапаны — ректуме — происходит обволакивание фекального комка белковой оболочкой и формирование фекалий, которые у рапаны имеют вид длинных коричневых, часто перетянутых колбасок.

СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ, КРОВЕНОСНАЯ И ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМЫ РАПАНЫ

Анатомия, гистология и гистохимия

У моллюсков соединительная ткань размещается между мышечными волокнами ноги, мантии, под эпителием наружных покровов, пищеварительного тракта и заполняет пространство между органами.

В ней имеются основное вещество, состоящее из коллагеновых волокон или студенистой массы, и клеточные элементы. Клеточные элементы соединительной ткани моллюсков делятся на две группы — оседлые соединительнотканые клетки и клетки крови. К первым относятся узкие ветвистообразные клетки — десмобласты — и огромные пузыревидные лангеровские клетки. В десмобластах рапаны овальное ядро, длиной 6 мк и шириной 2 мк, занимает по ширине всю клетку, оно содержит многочисленные, интенсивно окрашивающиеся гемаксилином гранулы; цитоплазма клетки светлая, без видимых включений (рис.20,а). Десмобласты участвуют в образовании основного вещества соединительной ткани.

Лангеровские клетки встречаются в мантии рапаны, среди мышечных волокон ноги; вокруг кишки и ганглиев они образуют довольно рыхлую ткань белого цвета. Форма лангеровских клеток овальная, размер 60–75 мк. Небольшое овально-удлиненное ядро, размером 6–7 мк, прижато к стенке клетки. Вся клетка, за исключением узкой полоски плазмы, в которой находится ядро, заполнена включениями. По характеру включений лангеровские клетки рапаны делятся на два типа. Преобладающими клетками являются светлые клетки с очень мелкими, неокрашивающимися гематоксилином гранулами, которые при приготовлении парафиновых срезов часто разрушаются (рис.20,б). На замороженных срезах гранулы дают реакции на гликоген (ШИК-реакция, йодная реакция). Реже встречаются более темные клетки, заполненные мелкими, окрашивающимися гематоксилином гранулами и большими вакуолями, размером 8–10 мк /рис.20,в/. На замороженных срезах вакуоли дают гистохимическую реакцию на жир.

Клетки крови у рапаны представлены подвижными амебоцитами (рис.20,г). Особенно много амебоцитов встречается в разветвленной капиллярной системе отдельных органов (почки, нефридиальной железы, ктенидия), около анальной железы, среди лангеровских клеток соединительной ткани. Отмечаются они и в крови, взятой из сердца. Преобладают амебоциты размером 8–10 мк, с округлым небольшим (3–4 мк) ядром. Цитоплазма амебоцитов чаще окрашивается анилиновым синим по Маллори; иногда слегка окрашивается кислым фуксином и содержит неокрашивающиеся гистологическими красителями гранулы, достигающие 2 мк. Гранулы ам-

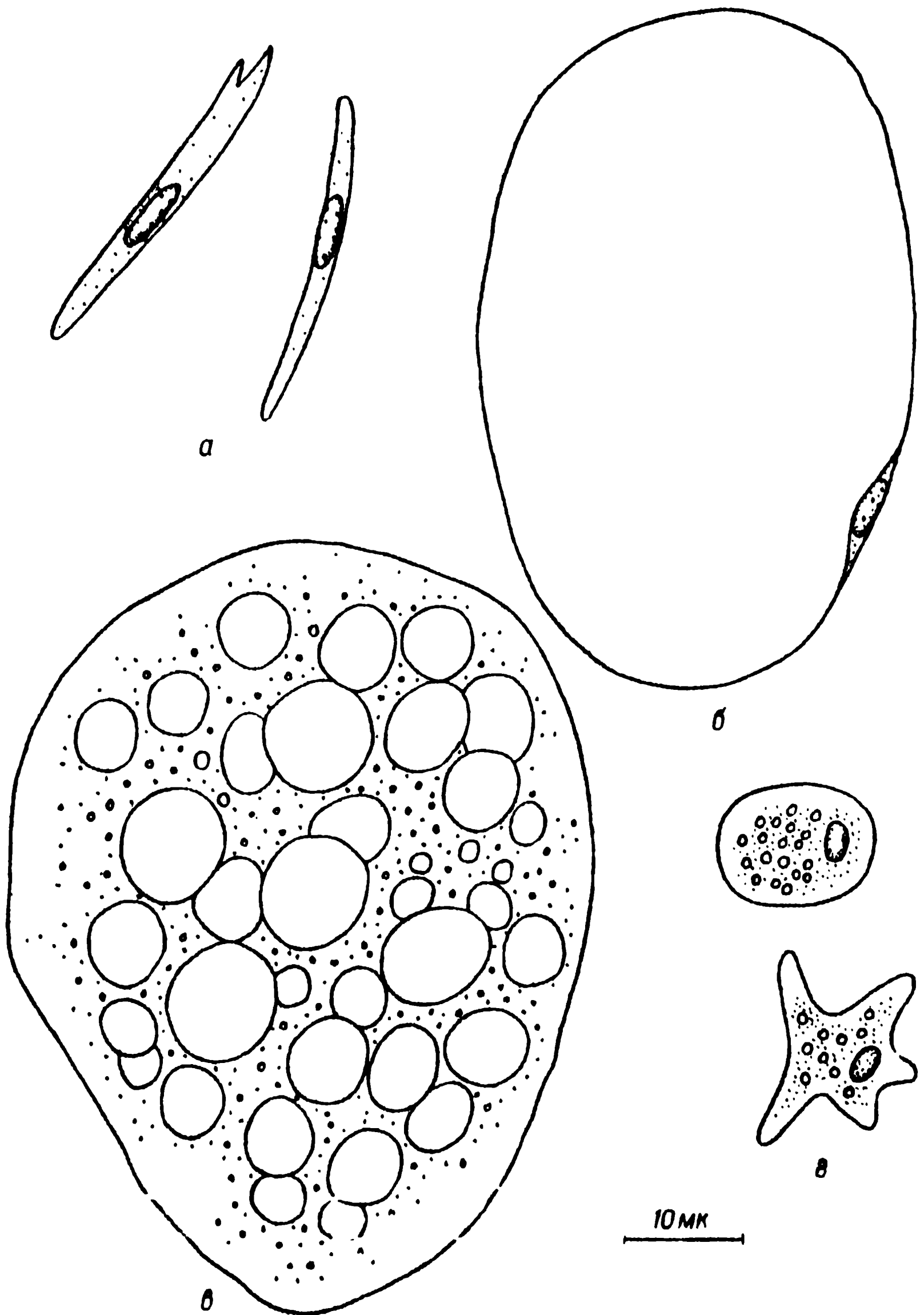


Рис. 20. Соединительнотканнные клетки:

а - десмобласты, б - гликогеновые лангеровские клетки, в - жировые лангеровские клетки, г - амебоциты.

боцитов имеют вид оцветопреломляющих, слегка зеленоватых шариков и напоминают гранулы почечных клеток; как и те, они интенсивно окрашиваются нейтральным красным. Реже встречаются более мелкие клетки с небольшим количеством цитоплазмы, без гранул. Такие клетки, вероятно, являются ранней стадией развития амёбоцитов.

Кровеносная система моллюсков незамкнутая, она состоит из сердца, артерий и вен. Артерии и вены связаны между собой частично посредством капилляров, частично же посредством больших полостей — венозных синусов. Общую схему кровеносной системы *Stenoglossa* можно представить следующим образом. Кровь из сердца попадает в аорту, разносится по телу и собирается в венозные синусы. Из синусов она поступает в почку, а оттуда большая часть крови идет через гипобранхиальную железу к ктенидию и затем возвращается в сердце. Часть крови идет от почки к нефридиальной железе, а затем к сердцу, минуя, таким образом, ктенидий.

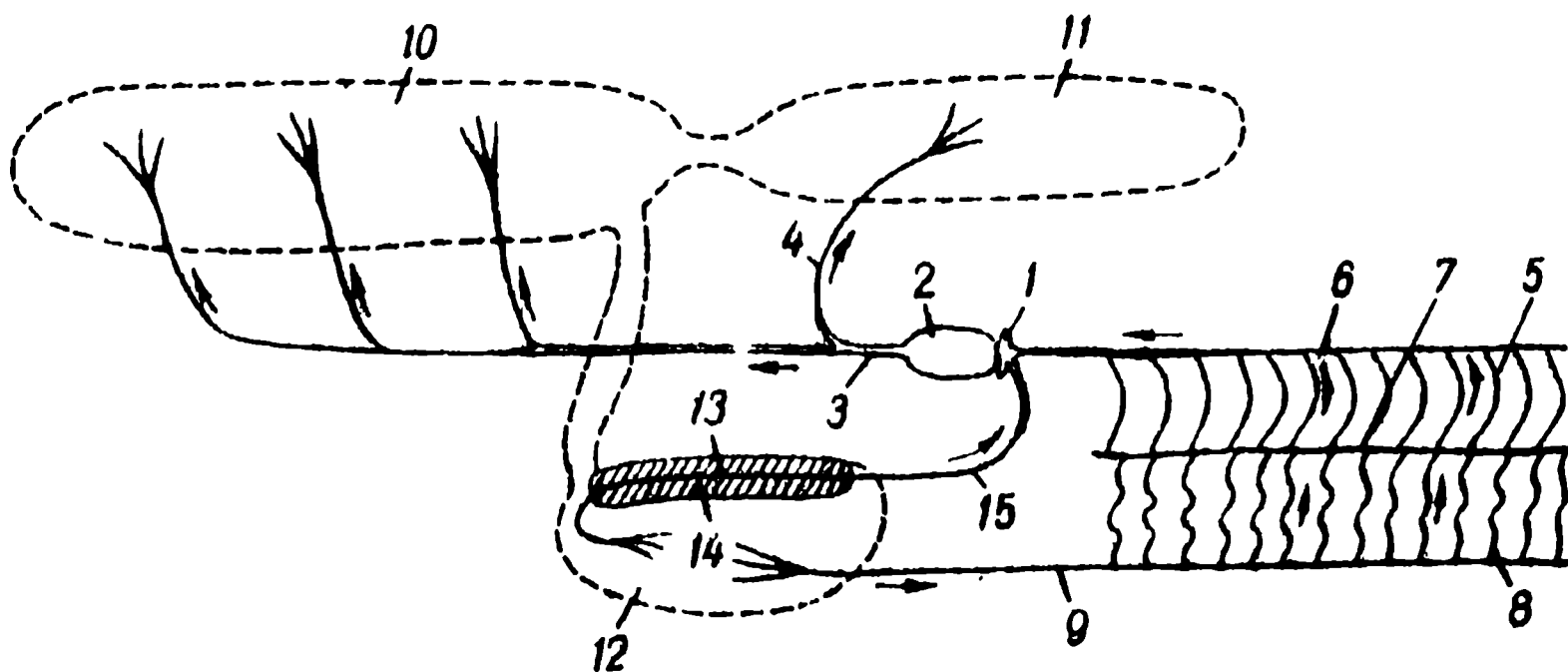


Рис. 21. Схема кровеносной системы рапаны:

1 — предсердие, 2 — желудочек, 3 — аорта, 4 — висцеральная аорта, 5 — ктенидий, 6 — жаберная вена, 7 — приносящий жаберный сосуд, 8 — гипобранхиальная железа, 9 — рено-гипобранхиальный синус, 10 — туловищный синус, 11 — висцеральный синус, 12 — почечный синус, 13 — нефридиальная железа, 14 — нефридиальная вена, 15 — приносящая почечная вена.

Сердце рапаны лежит внутри перикардия и состоит из предсердия и желудочка. Предсердие имеет вид небольшого относительно тонкостенного треугольного мешка, форма желудочка удлинённая. Стенки очень толстые, он больше предсердия.

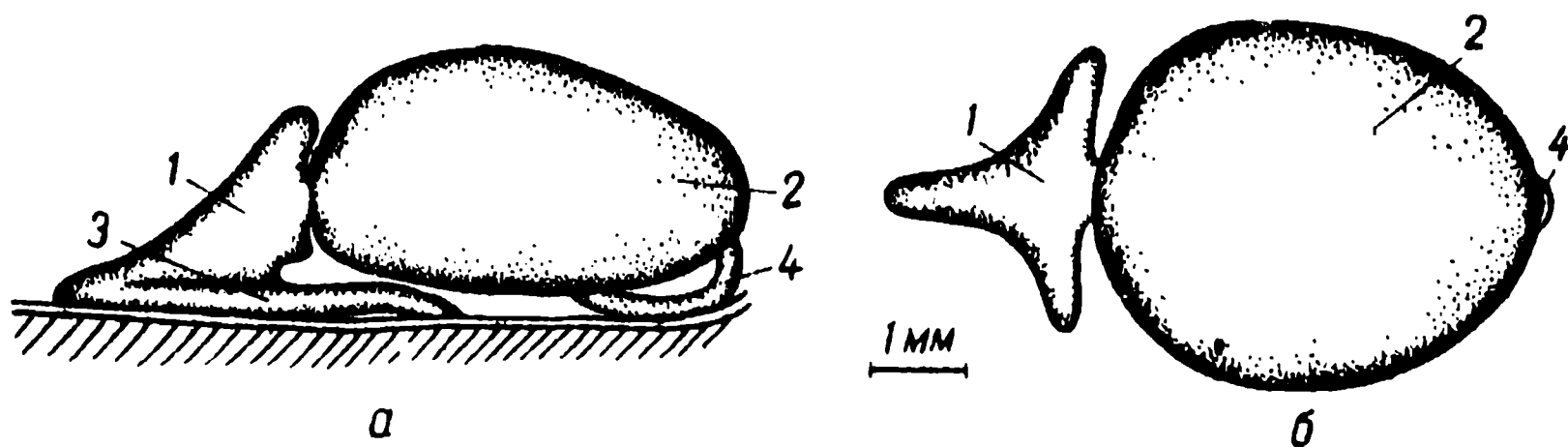


Рис. 22. Сердце рапаны:

а — вид сбоку, б — вид сверху; 1 — предсердие, 2 — желудочек, 3 — жаберная вена, 4 — аорта.

От заднего конца желудочка отходит толстая аорта, которая сразу же поворачивает вперед и идет в виде головной аорты под перикардием, затем вдоль пищевода и подходит к лейблейновской железе. Диаметр просвета головной аорты у рапаны средних размеров, достигает 1 мм (с соединительнотканной оболочкой 2 мм). От аорты при выходе ее из желудочка ответвляется значительно более тонкая висцеральная аорта, направляющаяся в толщу пищеварительной железы. От головной аорты у задней части лейблейновской железы ответвляются артерии к колюмеллярному мускулу, пищеводу и мантии. Аорта вместе с пищеводом лежит внутри канала лейблейновской железы. У переднего конца лейблейновской железы от нее ответвляются артерии, идущие к железам полового тракта и к наружным покровам, и артерия, разветвляющаяся внутри лейблейновской железы. При выходе из лейблейновской железы от аорты ответвляется довольно толстая педалная артерия, направляющаяся в ногу, которая, подходя к ганглиям, сужается, проходит через первое кольцо и дает артерии к щупальцам и к хоботу.

Венозная система рапаны представлена педално-головным синусом, висцеральным синусом, синусами почки и венами, несущими кровь из синусов в предсердие. Самый крупный педално-головой синус лежит в передней части тела и в ноге. Большая часть его занята слюнными железами, ганглиями, пищеводом и лейблейновской железой. По бокам синуса в соединительной ткани проходят две щели, которые впереди переходят в ногу, а сзади соединяются с почечными и висцеральным синусами. Висцеральный синус в виде сосуда тянется вдоль оборотов пищеварительной железы. Один почечный синус лежит под дном почки, возле перикардия и сообщается с туловищным и висцеральным синусами, от него отходят почечные вены, разветвляющиеся в складках почки. Второй почечный синус лежит на наружной поверхности почки, от него отходят почечные вены. Впереди этот синус переходит в рено-гипобранхиальный синус, расположенный вдоль гипобранхиальной железы. Выходящие из синуса сосуды, пройдя над гипобранхиальной железой, соединяются с приносящим жаберным сосудом, лежащим справа от ктенидия. От приносящего жаберного сосуда отходят сосуды в жаберные лепестки; они соединяются с выносящим жаберным сосудом, или жаберной веной, которая лежит у ктенидия слева. Жаберная вена идет от ктенидия назад и впадает в предсердие, куда впадает и нефридиальная вена, тянущаяся через нефридиальную железу из почечного синуса.

Для гистологического строения сердца, аорты и вен характерно наличие мышечной выстилки. Сердце (желудочек и предсердие) снаружи покрыто тонким эпителием, состоящим из очень низких (8–10 мк) клеток, большую часть которых занимает округлое ядро. Вся стенка сердца состоит из мышечных волокон, идущих в разнообразных направлениях. Только в самой наружной части стенки срастаются, образуя плотный слой; в остальной части стенки волокна образуют рыхлую массу и между ними остаются свободные пространства.

Эндотелиаль^{ой} выстилки внутри сердца нет. Аорта изнутри выстлана тонким слоем эндотелиальных клеток, на препаратах видны только ядра эндотелиальных клеток, и окружена слоем кольцевых мышечных волокон, над которыми проходят пучки продольных мышечных волокон. Снаружи аорта покрыта толстым слоем соединительной ткани белого цвета, состоящей из лангеровских клеток (рис. 23, в).

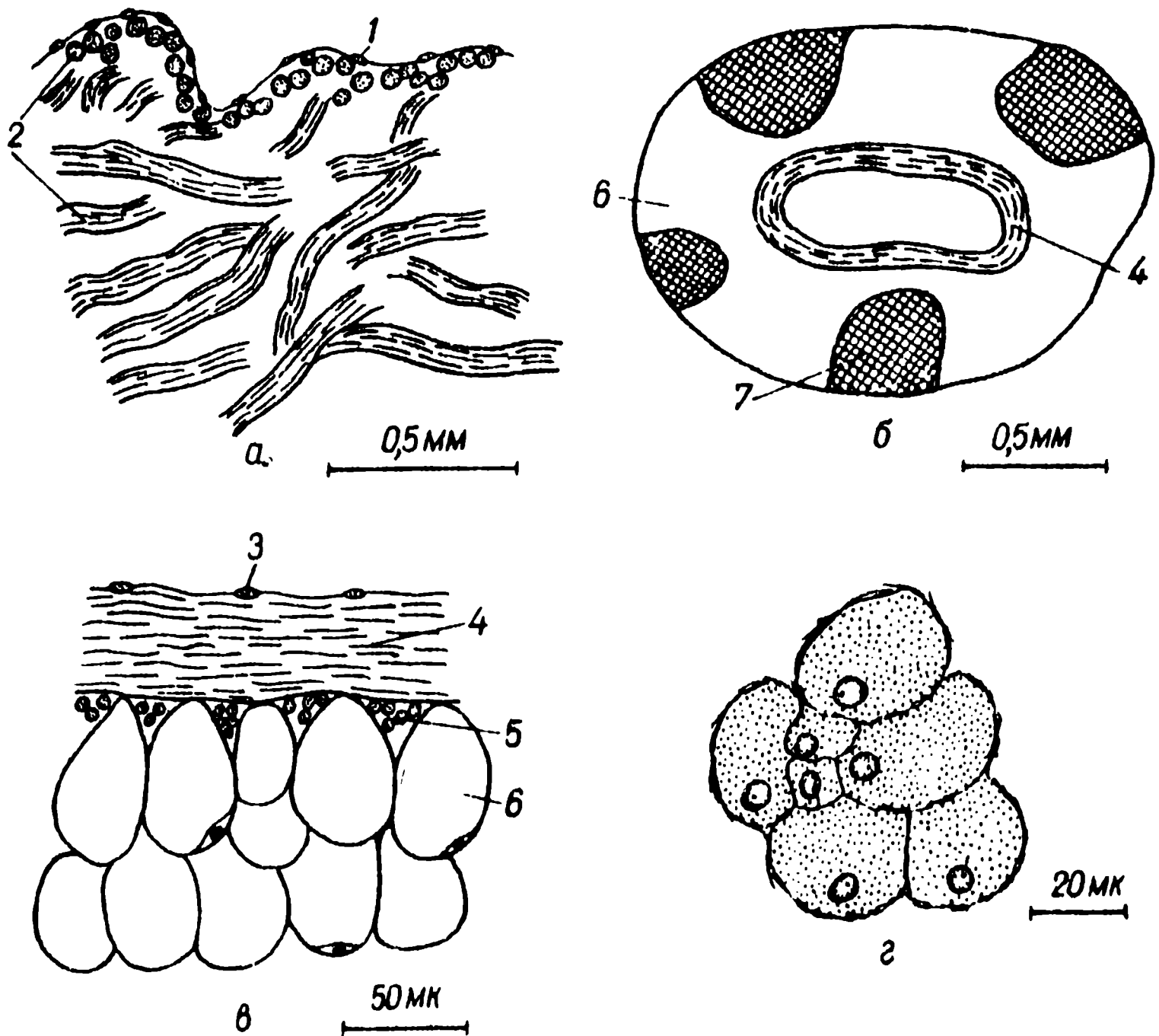


Рис. 23. Гистологическое строение сердца и аорты рапаны:

а - поперечный разрез стенки желудочка, б - поперечный разрез стенки аорты, в - поперечный разрез стенки аорты в области лейблейновской железы (схема), г - железистые клетки аорты; 1 - ядра наружного эпителия желудочка, 2 - мышечные волокна стенки желудочка, 3 - ядра эндотелиальных клеток аорты, 4 - кольцевые мышечные волокна аорты, 5 - продольные мышечные волокна аорты, 6 - лангеровские клетки, 7 - железистые клетки.

У заднего конца лейблейновской железы слой соединительной ткани, покрывающий аорту, имеет желтовато-коричневый цвет. На гистологических срезах этого отдела аорты в соединительноткан-

ной оболочке среди светлых лангеровских клеток встречаются большие группы клеток, окрашивающихся анилиновым синим (рис.23,б). Эти клетки имеют овальную или неправильную форму, размер их разный (до 30-40 мк), округлое ядро, диаметром 6 мк, с одним большим ядрышком. Цитоплазма заполнена мелкими гранулами, окрашивающимися анилиновым синим (рис.23,г). Особенно интенсивно анилиновым синим окрашиваются промежутки между клетками. Указанные клетки, вероятно, являются секреторными.

Органом дыхания рапаны служит ктенидий, он состоит из многочисленных параллельно расположенных низких жаберных листов, имеющих вид тупоугольного треугольника; тупым углом треугольники примыкают к мантии /рис.24,а/.

Жаберные листки состоят из двух эпителиальных слоев, между которыми находится лакунарное пространство. Непосредственно под эпителием лежит тонкий слой гомогенной и довольно плотной опорной ткани, который у наружного края жаберных листов значительно расширен. Эпителий, выстилающий жаберные листки, имеет неодинаковое строение. По наружному свободному краю листов, над утолщениями опорной ткани располагаются ресничные клетки с большим овально-удлиненным ядром. Среди них в небольшом количестве встречаются мукусные клетки, дающие ШИК-реакцию (рис.24,б). Ниже идет очень небольшая зона, выстланная кубическим эпителием без ресничек, который снова переходит в зону ресничного эпителия, занимающую верхнюю часть листка. Большая часть поверхности жаберных листов покрыта специфическим неровным эпителием без ресничек, образующим многочисленные небольшие складки (рис.24,г). В этой зоне эпителий имеет очень рыхлое строение: клетки или группы клеток располагаются отдельно, между ними сохраняется свободное пространство.

Высота эпителия 10-16 мк, клетки бедны цитоплазмой, часто большую часть клетки занимает овальное ядро. Среди эпителиальных клеток в этой зоне встречаются овальные клетки, за-

На рис. 24: а - жаберный листок (внешний вид), б - внешний край жаберного листка, в - край жаберного листка, примыкающий к гипобранхиальной железе, г - рыхлый дыхательный эпителий; 1 - жаберная вена, 2 - жаберная артерия, 3 - эпителиальные клетки, 4 - мукусные клетки, 5 - опорная субэпителиальная ткань, 6 - лакунарное пространство жаберной пластинки, 7 - амебоциты.

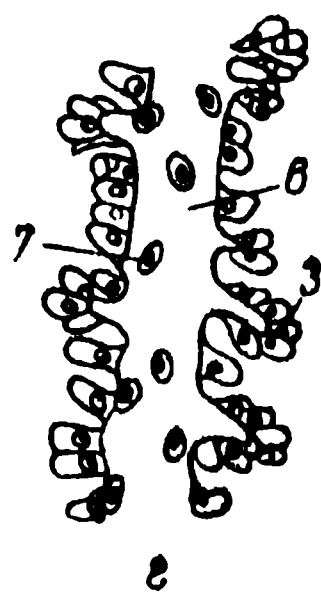
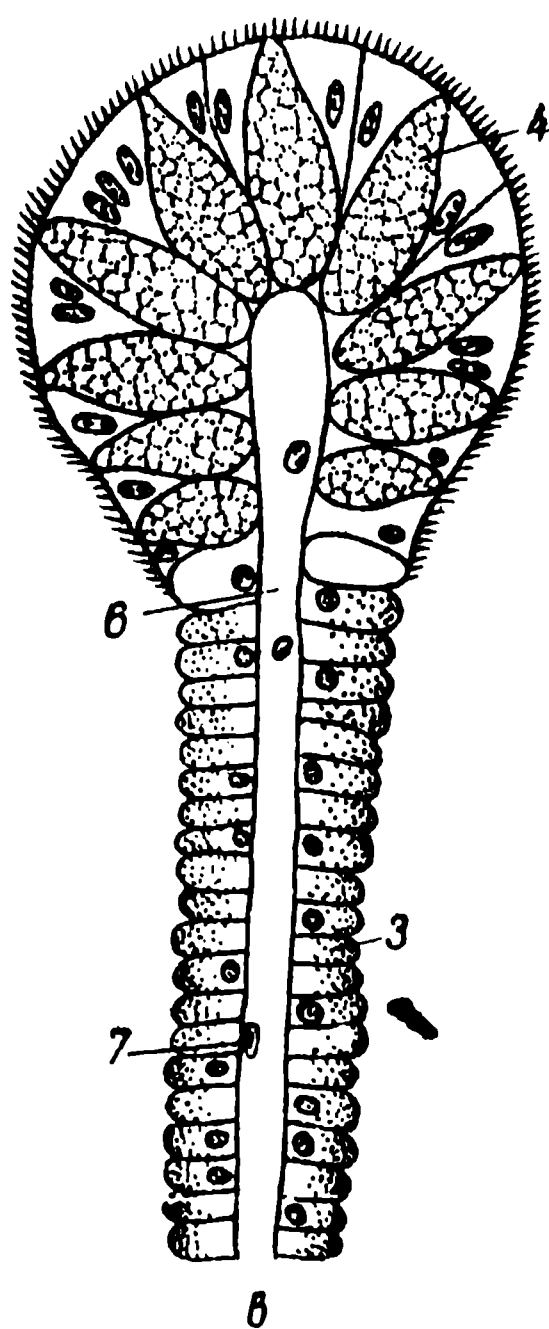
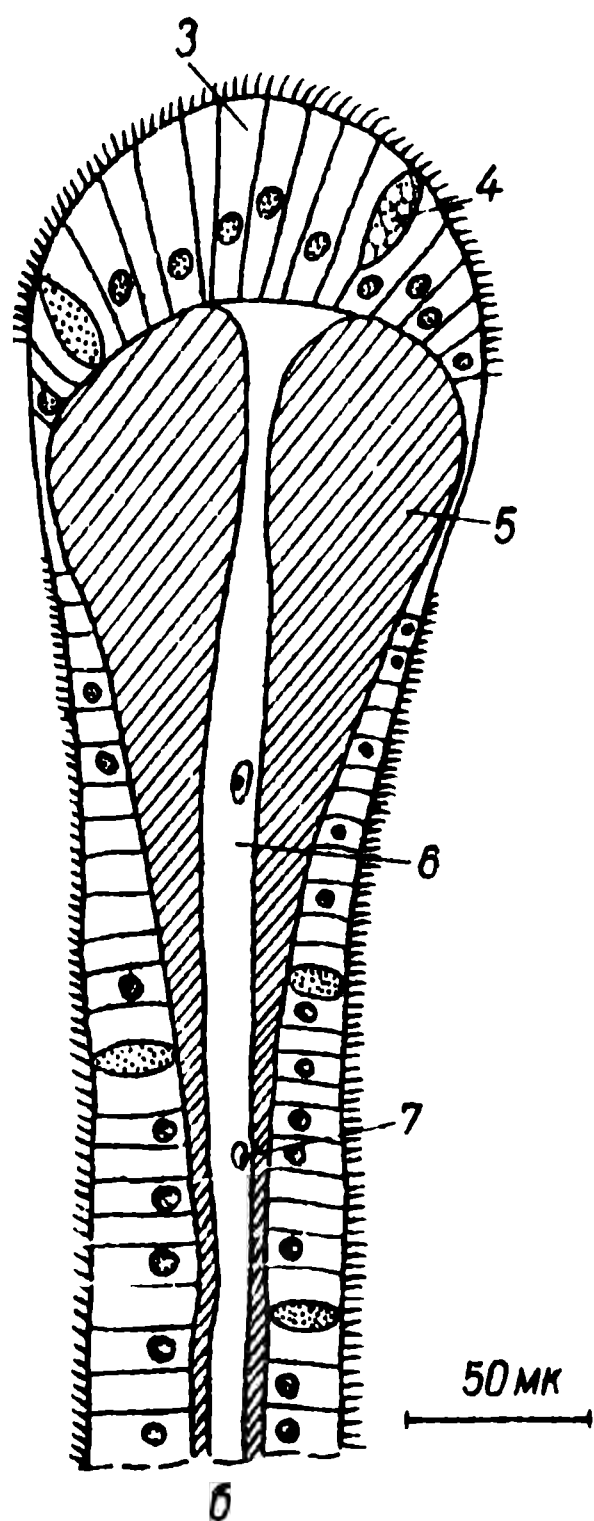
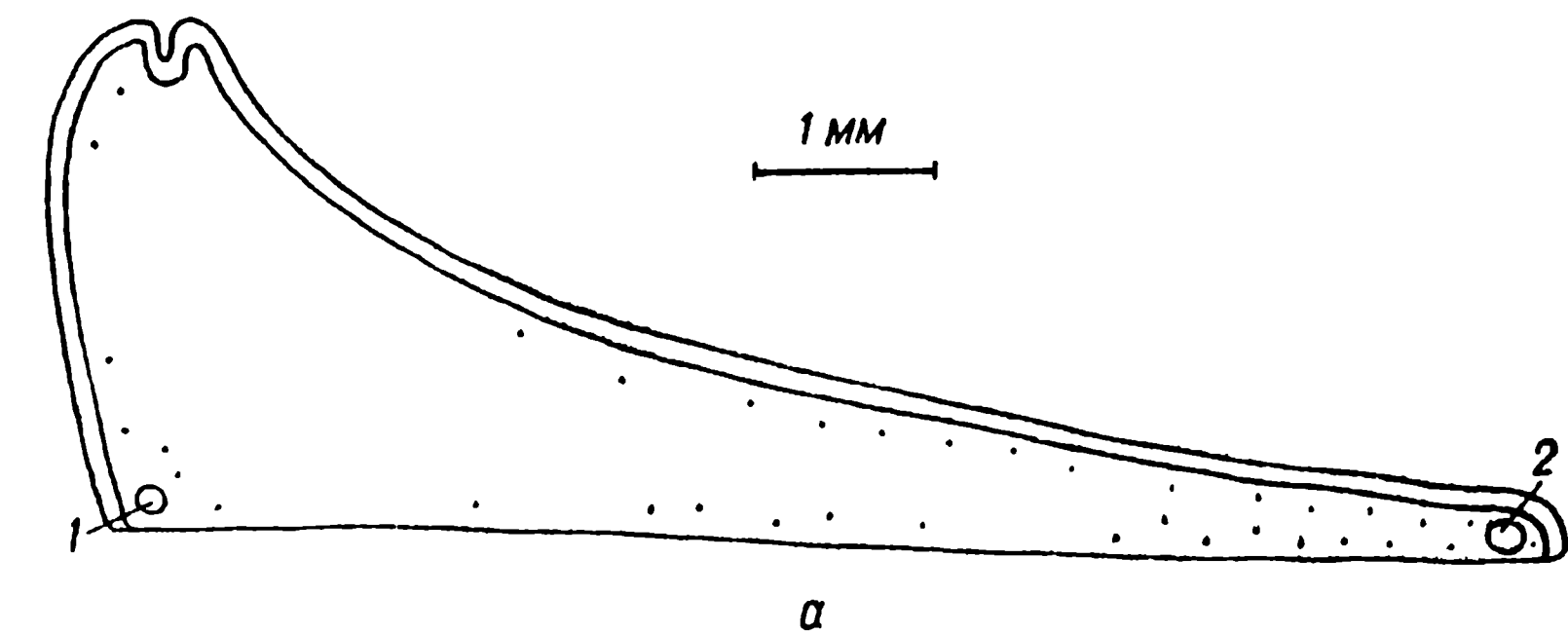


Рис. 24. Ктенидий рапаны.

полненные гранулами, интенсивно окрашивающимися кислым фуксином.

Край жаберных листков рапаны, примыкающий к гипобранхиальной железе, имеет иное строение, чем остальная часть наружного края жаберных листков. Он немного утолщен и состоит из больших бокаловидных железистых, окрашивающихся анилиновым синим белковых клеток (они не дают ШИК-реакции, не окрашиваются толуидиновым синим). Между бокаловидными клетками лежат маленькие ресничные клетки. Ниже располагаются светлые клетки с округленными вершинами, заполненные мелкими гранулами, вероятно экскреторные или секреторные (рис. 24, в).

Функциональный анализ

Соединительная ткань у моллюсков получает большое развитие. Одной из важных функций ее является накопление запасных питательных веществ. У рапаны в гликогеновых и жировых лангеровских клетках соединительной ткани вокруг кишки, ганглиев, аорты, туловищном синусе и в ноге накапливаются гликоген и жир. При голодании количество запасных питательных веществ в соединительной ткани значительно уменьшается. У рапаны, как и у других моллюсков, возможно, наблюдается сезонная динамика содержания запасных питательных веществ в соединительной ткани, а также, по-видимому, и в пищеварительной и лейбелейновской железах. Зимой, когда температура воды в море ниже 10° , резервные вещества, вероятно, становятся основным энергетическим источником, так как в этот период рапаны не питаются.

Кровь создает внутреннюю среду организма и выполняет ряд функций: дыхательную, питательную, экскреторную, функцию переноса гормонов от эндокринных органов к другим органам. Дыхательная функция крови у моллюсков осуществляется при помощи дыхательного пигмента гемоцианина, который растворен в крови. Кровь рапаны при стоянии на воздухе вследствие присутствия гемоцианина приобретает синеватый цвет. Совершенно не известно, где происходит синтез гемоцианина у брюхоногих моллюсков. Есть указания на роль амебоцитов в этом процессе у двусторчатых моллюсков - личинок устриц (Pryterch, 1934).

В крови моллюсков, как и других беспозвоночных и позвоночных животных, есть клеточные элементы. Кэно (Cénot, 1891)

считал, что все клетки крови моллюсков принадлежат к одному типу амебоцитов и содержат гранулы ферментов и резервных веществ. Лимфоидный тип клеток он считал дегенеративной стадией гранулярных клеток, утративших гранулы. Кольман (Kollmann, 1908) различал в крови моллюсков два рода клеток — незернистые и зернистые амебоциты, последним он приписывал трофическую роль. А.А.Заварзин (1926) после тщательного изучения соединительной ткани беззубки в экспериментальных условиях выделил два типа амебоцитов — базофильные и эозинофильные ^{оцифк}гранулярные. Базофильные амебоциты способны к интенсивному фагоцитозу и несут экскреторную функцию. У эозинофильных амебоцитов способность к фагоцитозу в значительной степени ослаблена, они выполняют, как считает Заварзин, какую-то специфическую функцию. Такой же классификации придерживаются И.Г.Михайлова и Е.В.Прядников (1962), однако они отмечают, что у баренцевоморских мидий наиболее активное участие в фагоцитозе принимают эозинофильные амебоциты.

У высших брюхоногих моллюсков Георг и Фергусон (George, Ferguson, 1950) различают три типа кровяных клеток: лимфоидные клетки, гранулярные макрофаги и эозинофильные гранулярные амебоциты. А.Броун и Р.Броун (A.Brown, R.Brown, 1965) пишут, что им не удалось найти эозинофильных амебоцитов у брюхоногого моллюска *Bullia* (сем. *Nassidae*), они выделяют две формы амебоцитов — лимфоидные клетки и гранулярные макрофаги.

В крови рапаны присутствуют клетки, обнаруживающие постепенный переход от небольших лимфоидных клеток, бедных цитоплазмой, до больших гранулярных амебоцитов. Цитоплазма амебоцитов рапаны различно окрашивается кислыми и основными красителями, видимых отличий в строении ядра у оксифильных и базофильных амебоцитов обнаружить не удастся. Скорее всего у брюхоногих моллюсков базофильные и эозинофильные амебоциты являются одинаковыми амебоцитами в разном физиологическом состоянии. Кольман (Kollmann, 1908) и А.А.Заварзин (1945) считают, что у моллюсков амебоциты размножаются митотическим давлением прямо в кровяном русле и в соединительной ткани.

Основной функцией амебоцитов у рапаны, по-видимому, является экскреторная. Об этом свидетельствует большая концентрация

их в экскреторных органах — почке, нефридиальной железе, а также возле анальной железы. Многие амебоциты содержат гранулы, напоминающие гранулы почечных клеток. Кроме экскреторной функции амебоциты рапаны выполняют, вероятно, и другие функции, например трофическую. Вейдж (Wagge, 1951) отмечает, что у виноградной улитки *Helix* амебоциты при построении раковины участвуют в переносе кальциевых солей. О роли амебоцитов в построении раковины у морских моллюсков сведений нет. Фагоцитируя попавшие в организм посторонние частицы, амебоциты выполняют защитную функцию. Известно, что у моллюсков, как и у позвоночных, происходит выработка иммунитета путем образования антител (Вязов, 1962). По аналогии с позвоночными животными можно предположить, что некоторые белковые гранулы амебоцитов являются глобулинами и как антитела поступают в плазму крови.

Работу дыхательной системы рапаны можно представить следующим образом. Через сифон вода попадает в мантийную полость и, пройдя мимо осфрадия, походит к ктенидию. Реснички, расположенные по краю жаберных листков, гонят воду вдоль листков. Биением ресничек на верхней боковой поверхности листков вода загоняется между жаберными листками и оmyвает дыхательный эпителий. Посторонние частицы, поступившие вместе с водой, перемещаются ресничками по верхней и боковой поверхности жаберных листков к гипобранхиальной железе, а затем вместе со слизью гипобранхиальной железы выбрасываются наружу.

Рыхлое и складчатое строение дыхательного эпителия ктенидия, а также небольшая высота эпителиальных клеток способствуют диффузии газов через поверхность эпителия жаберных листков.

ЭКСКРЕТОРНАЯ СИСТЕМА РАПАНЫ

Анатомия, гистология и гистохимия

Организм моллюсков освобождается от продуктов обмена путем выбрасывания их наружу — экскреции, либо накоплением их в определенных местах, часто в специальных образованиях — почках накопления. Почки накопления достигают особенно большого развития у эмбрионов и личинок брюхоногих моллюсков. У рапаны такими почками являются личиночные поствелярные почки и анальная

почка, о которых подробнее будет сказано в разделе о развитии рапаны. У взрослых моллюсков экскреты могут накапливаться в виде пигментов в соединительной ткани и наружных покровах.

Экскреция у моллюсков осуществляется подвижными клетками-амебоцитами и клетками специальных органов-почек, являющихся метанефридиями. Кроме почек, экскреторную функцию могут выполнять клетки пищеварительной системы. У *Stenoglossa* в экскреции принимают участие анальная и нефридиальная железы.

У рапаны основным органом экскреции является почка, лежащая позади мантийной полости справа от перикардия. Она имеет вид довольно большого зеленовато-серого мешка; наружная стенка почки, лежащая непосредственно под наружными покровами, образует многочисленные складки, внутри которых разветвляются почечные вены. Внутренняя стенка почки, примыкающая к внутренним органам, лишена складок. Наружное почечное отверстие открывается в мантийную полость на передней стенке почки. Это довольно большая узкая щель; края почечного отверстия утолщены из-за

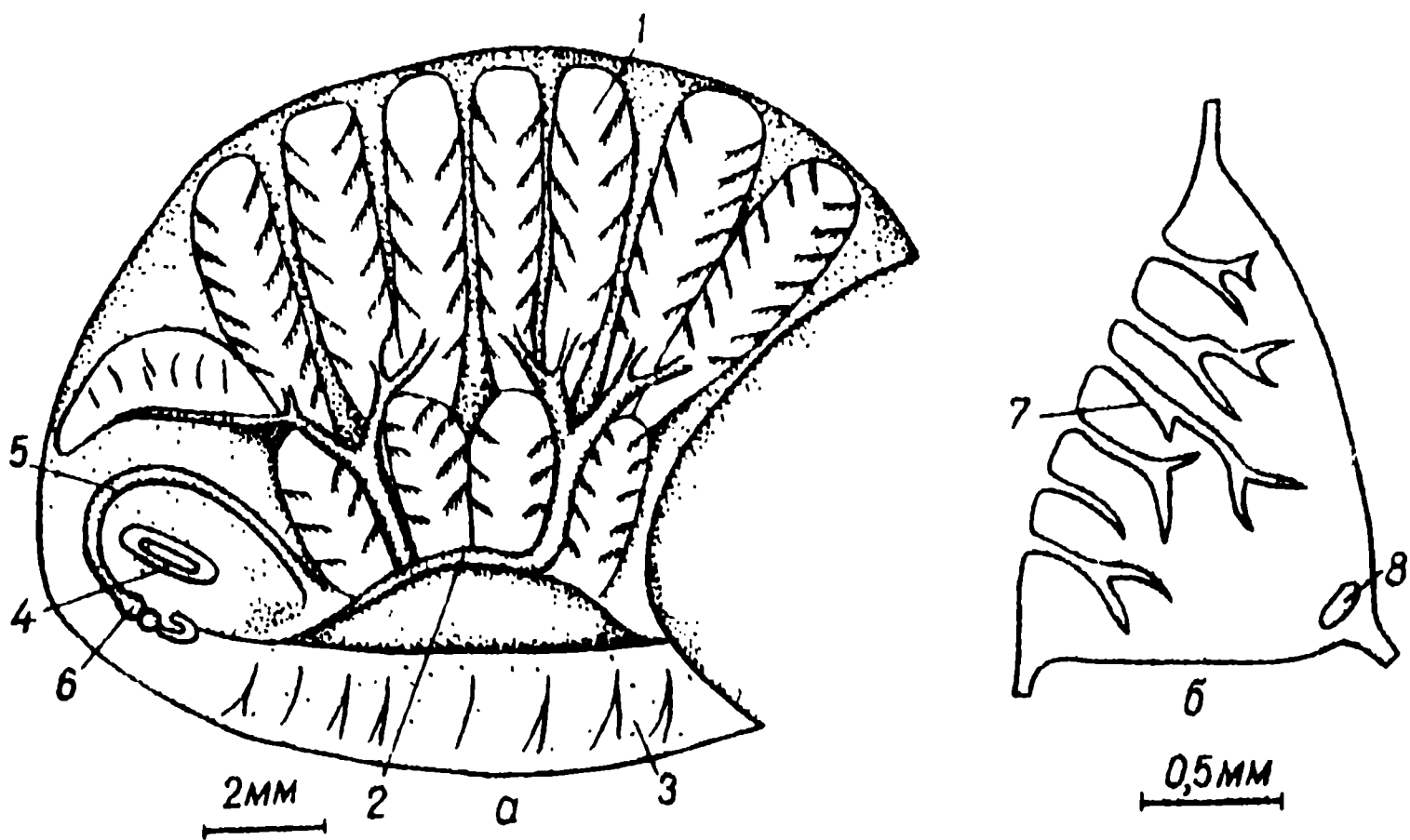


Рис.25. Почка и нефридиальная железа рапаны:

а - вскрытая почка, б - поперечный разрез нефридиальной железы; 1 - складка почки, 2 - почечная вена, 3 - нефридиальная железа, 4 - почечное отверстие, 5 - проток лейбллейновской железы, 6 - ампулы протока лейбллейновской железы, 7 - каналы нефридиальной железы, 8 - нефридиальная вена.

развития мышечных волокон, благодаря которым почечное отверстие может закрываться.

Складки почки раганы выстланы однослойным эпителием высотой 23-25 мк, состоящим из кубических или цилиндрических клеток, округляющихся и часто расширяющихся на апикальном конце.

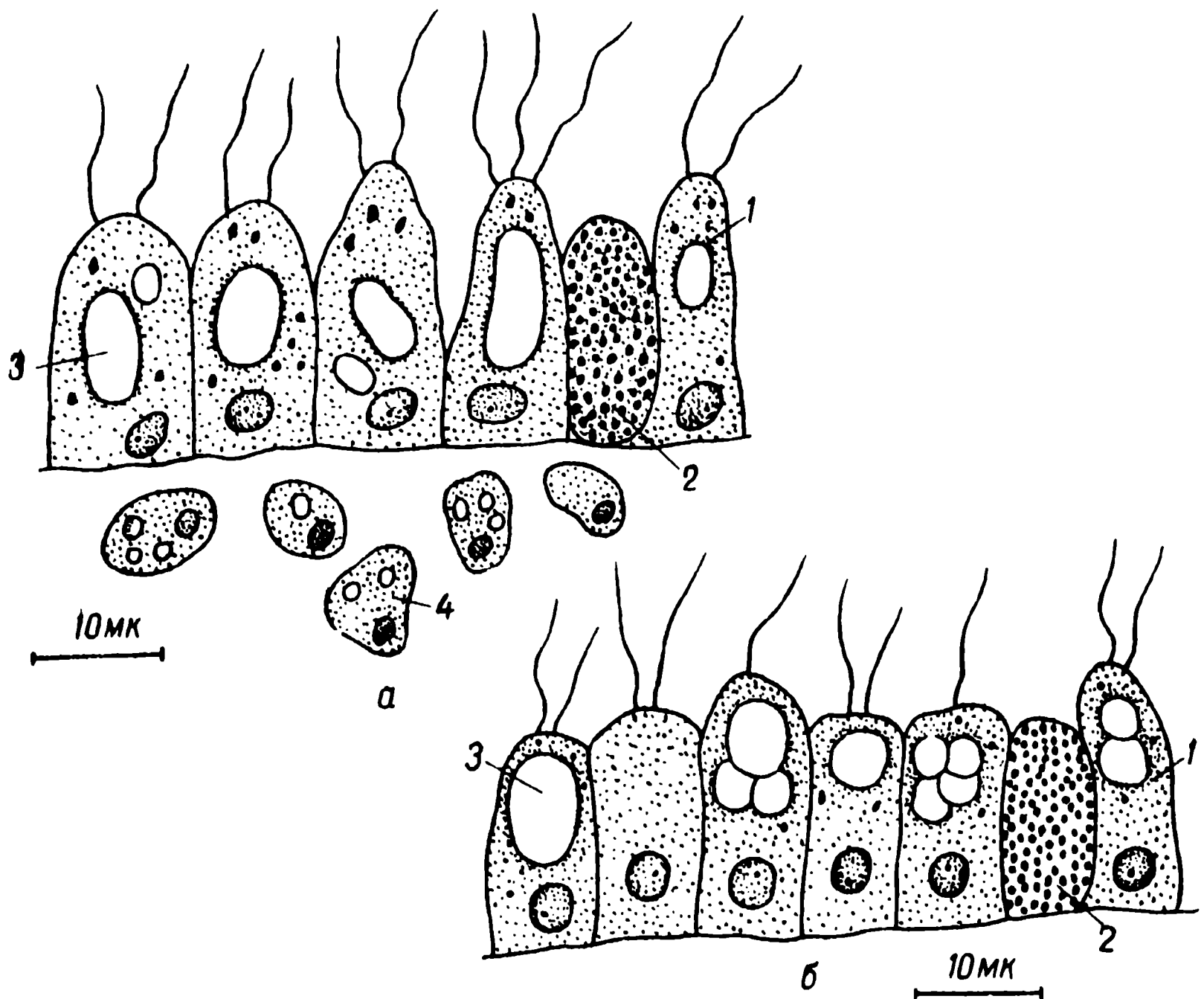


Рис.26. Гистологическое строение почки и нефридиальной железы:
а - эпителий почки, б - эпителий каналов нефридиальной железы; 1 - ядро, 2 - вакуоли, 3 - конкреции, 4 - амебоциты.

Округлое ядро, размером 6-7 мк, лежит в базальной части клетки; цитоплазма заполнена гранулами, размером 1-2 мк, которые образуют иногда гроздья (они слабо окрашиваются гистологическими красителями), и вакуолями, которые часто сливаются в одну большую вакуоль. Внутри вакуолей встречаются гранулы

такие же, как и в цитоплазме. Почечная ткань при механическом воздействии легко распадается на отдельные клетки. Мацерированные клетки имеют округлую форму и содержат большое количество светопреломляющих зеленоватых гранул. Среди обычных почечных клеток в складках почки встречаются овальные клетки, заполненные гранулами, интенсивно окрашивающимися кислым фуксином. Под эпителием лежит тонкий слой соединительнотканых волокон, но чаще соединительная ткань отсутствует и непосредственно под почечным эпителием, имеющим тонкую базальную мембрану, лежат лакунарные пространства, заполненные амебоцитами.

Экскреты клеток почки — жидкие (содержатся в вакуолях) и твердые, в виде гранул. Гранулы почки рапаны имеют кислую реакцию и окрашиваются нейтральротом в красный цвет. Они не растворяются в спирте, соляной и азотной кислотах, а также в едком натре и дают отрицательную мурексидную реакцию на мочевую кислоту; возможно, они имеют пуриновую природу.

В примыкающем к перикардию левом углу почечного мешка у рапаны дифференцируется особый орган — нефридиальная железа. Это удлиненное неширокое образование с треугольным поперечным сечением. На стороне, обращенной в полость почки, поперек нефридиальной железы проходят мышечные волокна, хорошо видимые невооруженным глазом. Между мышечными волокнами из полости почки внутрь нефридиальной железы вдаются многочисленные узкие, ветвящиеся и слепо заканчивающиеся каналы. Почечная стенка и каналы нефридиальной железы выстланы ресничным эпителием, который состоит из высоких узких клеток, имеющих такое же ядро, гранулы и вакуоли, как и почечные клетки (рис. 26, б). Пространство между каналами заполнено соединительной тканью, пронизанной маленькими лакунами, содержащими амебоциты. В заднем конце нефридиальной железы лакуны достигают больших размеров и также заполнены амебоцитами.

Значительного развития у рапаны достигает и другой дополнительный экскреторный орган — анальная железа. Она представляет собой густую сеть темных тубул над пурпурным отделом гипобранхимальной железы. Тубулы соединяются с каналом, который идет вдоль кишки и возле ануса заканчивается отверстием.

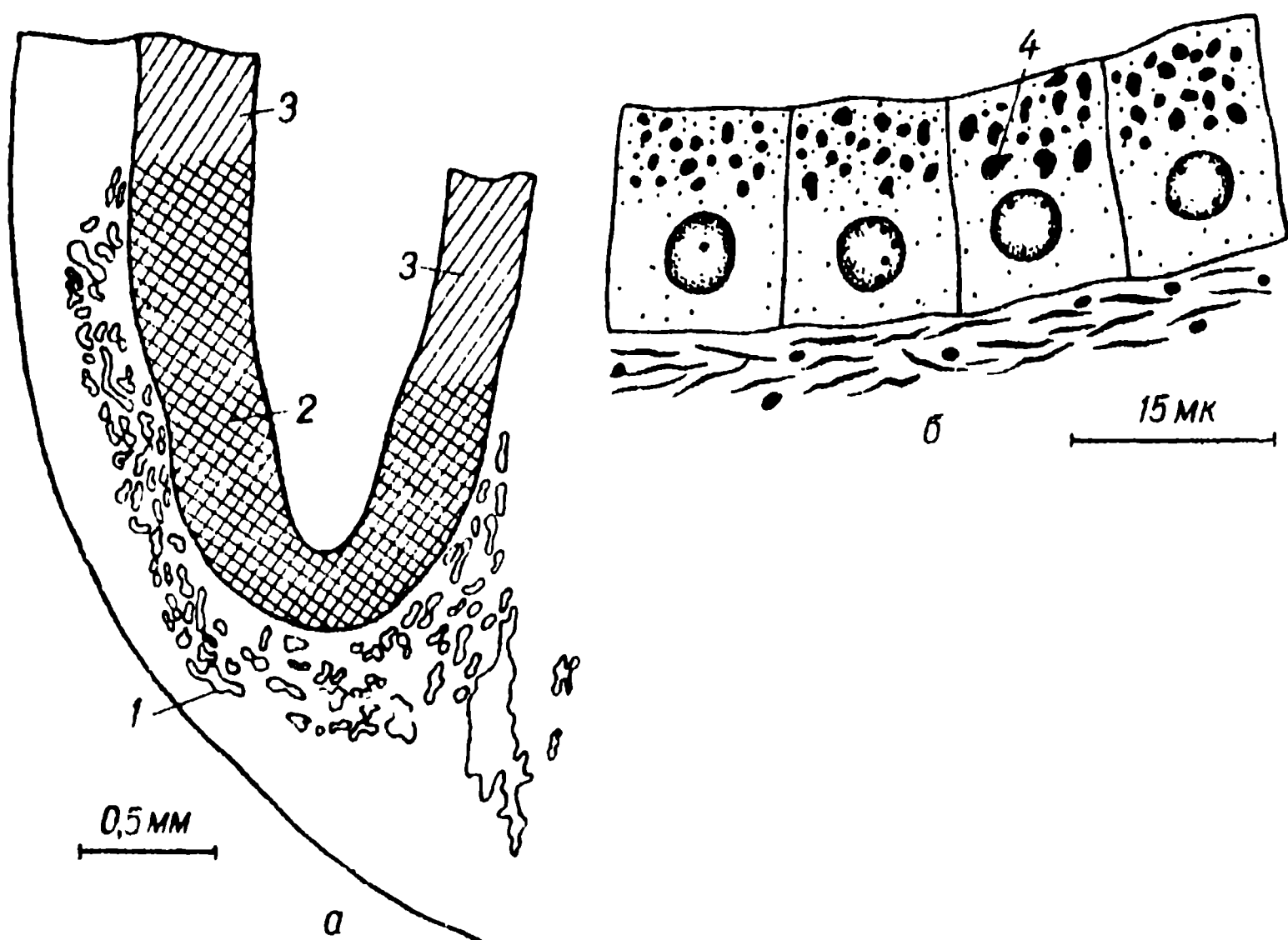


Рис. 27. Анальная железа рапаны:

а – поперечный разрез через анальную железу, б – эпителий анальной железы; 1 – анальная железа, 2 – пурпурный отдел гипобранхиальной железы, 3 – слизистые отделы гипобранхиальной железы, 4 – гранулы.

Эпителий тубул анальной железы рапаны состоит из кубических клеток, высотой 16–18 мк, с большим (до 9 мк) округлым ядром. Цитоплазма клеток заполнена мелкими гранулами и большими темными конкрециями, которые иногда лежат внутри вакуолей (рис. 27, б). Такие же конкреции обнаруживаются и внутри полости тубул. Таким образом, клетки анальной железы имеют вид, типичный для экскреторных клеток.

Функциональный анализ

Физиологические исследования последних лет показали, что процесс экскреции в почках моллюсков сходен с таковым у позво-

ночных (Martin , 1957; Potts , 1967). Он состоит из двух этапов: первого — фильтрации крови и образования первичной мочи и второго — реадсорбции из первичной мочи солей, воды, глюкозы и других нужных для организма веществ. К этим двум процессам присоединяется, как и у позвоночных, активная секреция экскреторных веществ клетками почки. Фильтрация крови в перикардий через стенку сердца происходит у моллюсков под действием гидростатического давления, а затем кровь поступает в полость почки (у многих моллюсков имеется рено-перикардальное отверстие, соединяющее полость перикардия с полостью почки). Реадсорбция у наземных и пресноводных легочных моллюсков происходит в длинном мочеточнике и в почечном мешке (Vervohl , 1961). Среди Prosobranchia у пресноводных Viviparus , Ampullaria , Theodoxus , Pyrrhydrobia имеется длинный мочеточник. У Viviparus реадсорбция солей происходит в мочеточнике и в почечном мешке (Little , 1965).

У морских моллюсков нет необходимости реадсорбции солей и воды, но они могут реадсорбировать из первичной мочи другие нужные вещества. Гаррисон (Harrison, 1962) обнаружил реадсорбцию глюкозы у примитивного брюхоногого моллюска *Haliotis rufescens* (*Diotocardia*), она осуществляется в маленькой левой почке. Однако Потс (Potts , 1967) высказывает сомнение относительно того, что органом реадсорбции является такое маленькое образование, как левая почка, и считает, что у *Haliotis* реадсорбция происходит в обеих почках. Физиология экскреции морских *Monotocardia* , к сожалению, совершенно не изучена. Вероятно, у них, также как и у остальных моллюсков, образуется первичная моча, из которой затем клетками почки адсорбируются нужные вещества и куда из почечных клеток поступают твердые и жидкие экскреторные продукты. Гистологическое строение стенки сердца рапаны свидетельствует о возможности фильтрации крови из сердца в полость перикардия: стенка в основном состоит из свободных мышечных волокон и очень тонкого наружного эпителия. Рено-перикардального отверстия у рапаны обнаружить не удастся, но очень тонкая мышечная стенка между перикардием и полостью почки не может служить препятствием для фильтрации крови.

Не исключено, что наиболее активная реадсорбция у морских *Monotocardia* локализуется в определенных участках почки. У

Natica, *Trivia*, *Simnia* почка состоит из двух частей, различающихся по цвету и по гистологическому строению (Fretter, Graham, 1962). У *Stenoglossa* и некоторых *Taeniglossa* дифференцируется специальная нефридиальная железа с большой эпителиальной поверхностью каналов.

Значительная роль в процессе экскреции моллюсков играет секрция почечными клетками экскреторных продуктов. Перье (Perrier, 1889) различает в почке *Monotocardia* три типа клеток: железистые клетки без ресничек, с вакуолями, ресничные несекретирующие клетки и мукусные клетки. Кэно (Cuenot, 1889) обнаружил, что ресничные клетки *Monotocardia* элиминируют аммиачный кармин, а железистые клетки с вакуолями — индигокармин. У *Buccinum* и *Nassa* первые клетки локализуются у основания складок почки, а у *Nucella* и *Murex* — попеременно со вторыми. У *Diotocardia* ресничные клетки локализуются в левой почке, а железистые — в правой. У рапаны нет четкой дифференциации на ресничные и железистые клетки с вакуолями, многие клетки содержат и реснички, и вакуоли.

Процесс секрции продуктов выделения сходен с обычным процессом секрции. В большой монографии, посвященной гистофизиологии почек моллюсков, Турчини (Turchini, 1923) разделяет его на три этапа: поступление в кровь продуктов обмена, выработка экскретов и экскреция — выбрасывание экскретов наружу. Как считает Турчини, образование экскреторных гранул связано с хондриомом клетки, где происходит окисление, необходимое для синтеза пуриновых тел. Секрция выводимых продуктов, по-видимому, является более древним способом экскреции, у животных на низкой ступени развития она является единственным процессом. На более высокой ступени секрцию дополняет фильтрация. Но при этом становится необходимым другой процесс — реадсорбция. У пресноводных и наземных животных с реадсорбцией связано явление осморегуляции. Возможно, что и у рапаны, как в какой-то степени солоноватоводного организма, живущего в опресненных участках моря на Дальнем Востоке и в опресненном Черном море, наблюдается некоторая способность к осморегуляции.

Основными азотистыми продуктами экскреции моллюсков являются аммиак, мочевина, мочевая кислота, пурины (ксантин, гуанидин и др.) и свободные аминокислоты (Potts, 1967). Твердыми продуктами экскреции является мочевая кислота и пурины.

Гранулы почки рапаны дают отрицательную мурексидную реакцию на мочевую кислоту, возможно, они имеют пуриновую природу.

Продукты экскреции выводятся почками через определенные интервалы. У пелагических *Gastropoda* почка ритмически сокращается (Pelseneer, 1934), у морского зайца *Aplysia* ренальное отверстие также ритмически открывается и закрывается (Cunningham, 1883). У *Helix* и *Limax* удаление твердых экскретов происходит через каждые 2-3 недели (Cuénot, 1894).

О функции нефридиальной железы до сих пор достоверных сведений нет. Собственно нефридиальной железой Перье (Perrier, 1889) считал слепые впячивания почечного мешка в соединительнотканную массу, пронизанную лакунами, которую он назвал кровяной железой. Однако Кэно (Cuénot, 1891) и Кольман (Kollmann, 1908) не нашли в нефридиальной железе размножения кровяных клеток, они предположили, что у *Gastropoda* амебоциты размножаются в кровяном русле. Кэно приписывал кровяной железе трофическую роль, считая, что в ней скапливаются амебоциты с трофическими гранулами. Фреттер и Грэхэм (1962) высказали предположение, что нефридиальная железа является осморегуляторным органом. Это предположение кажется вполне вероятным, нефридиальную железу можно рассматривать как орган адсорбции некоторых веществ, в том числе и солей, т.е. как орган осморегуляции. Эпителий каналов нефридиальной железы рапаны имеет строение, сходное со строением эпителия почки, по-видимому, он также несет экскреторную функцию, причем способность к адсорбции у эпителия нефридиальной железы, вероятно, выражена сильнее, чем у почечного эпителия.

Анальная железа встречается у представителей сем. *Muricidae* (Murex-Ankel, 1936; Nucella-Fretter, 1952; Drupa, Morula-Shi-Kuei Wu, 1966) и у некоторых других *Prosobranchia* (*Natica*: сем. *Naticidae*-Ankel, 1936). Фреттер (Fretter, 1952) и Ши-Куй Ву (1966) считают, что анальная железа появляется у хищных *Prosobranchia* в связи с необходимостью удалять из организма обильные азотистые продукты обмена. Однако анальной железе нет у *Buccinidae* и *Nassidae*, близких к *Muricidae* и также питающихся животной пищей. Расположение анальной железы рапаны в непосредственной близости от пурпурного отдела гипобранхиальной железы указывает, вероятно, на то, что анальная железа служит для выведения продуктов обмена из гипобранхиаль-

ной железы, вырабатывающей яд. Размещение сети тубул анальной железы в точности совпадает с границами пурпурного отдела гипобранхиальной железы. Отсутствие анальной железы у *Buccinidae* и *Nassidae*, вероятно, связано с отсутствием у них яда в гипобранхиальной железе. Ши-Кусеи Ву (1966) отмечает несравненно более значительное развитие анальной железы у *Mogula*, являющейся активным хищником, по сравнению с *Drupa*, питающейся неподвижными или мертвыми объектами. К сожалению, ничего не известно о выработке яда в гипобранхиальной железе этих двух моллюсков.

Интересной особенностью строения анальной железы у рапаны является наличие самостоятельного наружного ее отверстия, лежащего рядом с анусом. У других известных мурицид анальная железа открывается в заднюю кишку.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА РАПАНЫ

Стенка тела брюхоногих моллюсков кожно-мускульная, она участвует в локомоторной активности животного, чем напоминает аннелид. Под наружными покровами эпителия волокна располагаются без особой правильности и идут в различных направлениях. Наиболее развиты они в ноге, где заполняют всю ее толщу.

Передвижение брюхоногих моллюсков происходит благодаря проходящим по подошве ноги ритмическим волнам мышечных сокращений. Истощив запасы пищевых объектов в одном месте, рапаны перемещаются в другие более богатые пищей места. Рапаны могут совершать миграции на значительное расстояние.

Кроме мышц стенки тела у брюхоногих моллюсков имеется крепкий колюмеллярный мускул, прикрепленный к внутренней поверхности раковины. От столбика раковины он идет вдоль правой стороны висцерального мешка к ноге, где распадается на многочисленные маленькие волокна. Колюмеллярный мускул играет роль ретрактора, втягивающего при опасности ногу и голову в раковину и закрывающего ее устье крышечкой. Антагонистом ретрактора является кожная мускулатура, сокращения ее вызывают вытягивание из раковины головы и туловища.

Некоторые органы брюхоногих моллюсков (сердце, кровеносные сосуды, пищеварительный тракт, половой тракт) имеют свои

мускулатуру. Особенно развита у них мускулатура глотки, о которой уже говорилось.

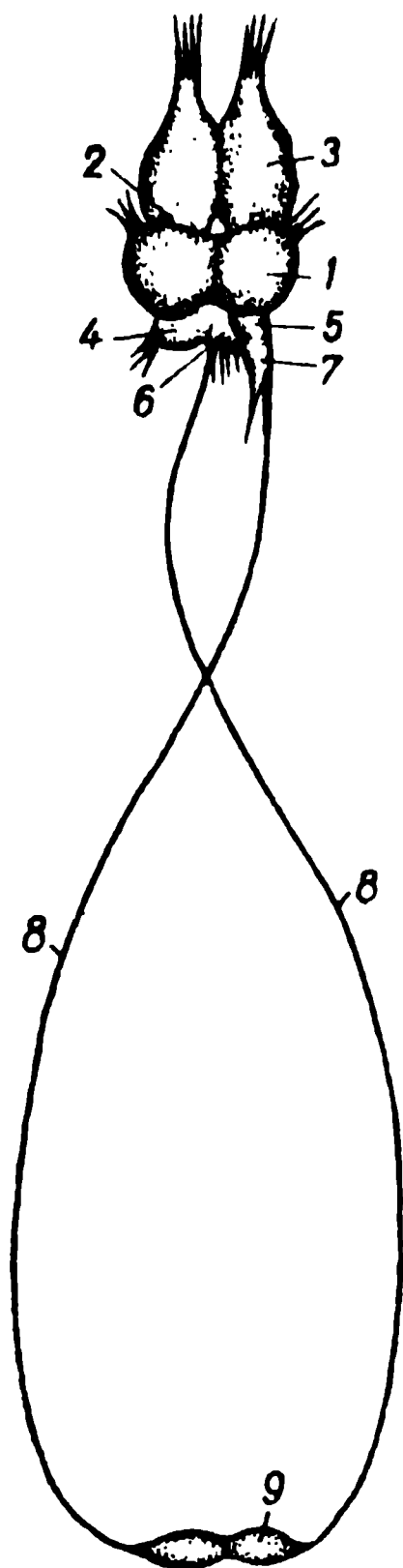
Мускулатура рапаны состоит из гладких мышечных клеток диаметром 9-13 мк (удлиненно-овальное ядро до 12 мк). Вокруг ядра имеется небольшая зона свободной плазмы - саркоплазма. Вдоль клетки тянутся многочисленные фибриллы. В белых мышцах ноги, кишечника, в колюмеллярном мускуле, между фибриллами иногда встречаются очень мелкие гранулы. В красноватых содержащих гемоглобин мышцах глотки - ретракторах радулярной мембраны - в межфибриллярной плазме гранулы крупнее и многочисленнее,

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАПАНЫ

Анатомия, гистология и гистохимия

Нервная система рапаны характеризуется большой сконцентрированностью ганглиев. Церебральные, педальные, плевральные и интестинальные (париетальные), а также буккальные ганглии сближены между собой и образуют узкое нервное кольцо, лежащее в головной области вокруг пищевода.

У рапаны средних размеров нервное кольцо достигает в диаметре около 3 мм и окружено толстым слоем рыхлой белой соединительной ткани. Церебральные ганглии лежат над пищеводом и почти сливаются друг с другом. Спереди к ним примыкают маленькие буккальные ганглии. Плевральные ганглии под пищеводом также сближены и соединяются широкими коннективами, имеющими вид перетяжек, с церебральными ганглиями; правый плевральный ганглий немного больше левого. Самые большие, овальной формы педальные ганглии соединяются широкими коннективами с плевральными и церебральными ганглиями. Супраинтестинальный ганглий почти сливается с правым плевральным ганглием, субинтестинальный прилегает к левому плевральному. От интестинальных ганглиев отходят тонкие и длинные парието-висцеральные коннективы, которые вскоре перекрещиваются и далее идут к висцеральным ганглиям. Только висцеральные ганглии лежат отдельно от головного нервного кольца, позади задней стенки мантийной полости, между пищеварительной железой и колюмеллярным мускулом.



Каждый ганглий иннервирует определенную область тела рапаны. Буккальные ганглии иннервируют пищевод и буккальную массу, церебральные - щупальца, глаза,статоцисты, хобот и задний отдел головы. Плевральные ганглии посылают нервы к мантии, колюмеллярному мускулу и стенкам туловищного синуса; педальные - к ноге; кишечинальные - к мантии (иннервируют осфрадий и ктенидий) и к колюмеллярному мускулу. Правый висцеральный ганглий иннервирует пищеварительную железу, гонаду, перикардий, желудочек сердца, аорту и почку; левый - выносящий жаберный сосуд и предсердие.

Нервные клетки расположены по периферии ганглиев, центральная часть ганглиев занята массой нервных волокон - нейропилем.

В ганглиях два типа клеток: нервные клетки /нейроны/ и глиальные. Глиальные клетки лежат среди нейронов и в нейропиле. Они небольшие, границы их на обычных препаратах не видны, четко выявляются только овальные или круглые ядра, размером 4 мк, напоминающие ядра соединительнотканых клеток - десмобластов и амебоцитов.

Рис. 28.

Ганглии рапаны: 1 - церебральные ганглии, 2 - буккальные ганглии, 3 - педальные, 4 - левый плевральный, 5 - правый плевральный, 6 - субинтестинальный, 7 - супраинтестинальный, 8 - парие-то-висцеральные коннективы, 9 - висцеральный ганглий.

Нервные клетки рапаны имеют овальную, грушевидную или округлую форму (рис.29,б,г). Размер их может значительно колебаться, но во всех ганглиях преобладают клетки размером от 23 до 34 мк. У внутреннего, прищипающего к пищеводу края педальных ганглиев встречаются большие округлые нервные клетки с диаметром до 50 мк. Овальное или круглое ядро нервных клеток, размером 6-16 мк, имеет одно большое ядрышко. На парафиновых сре-

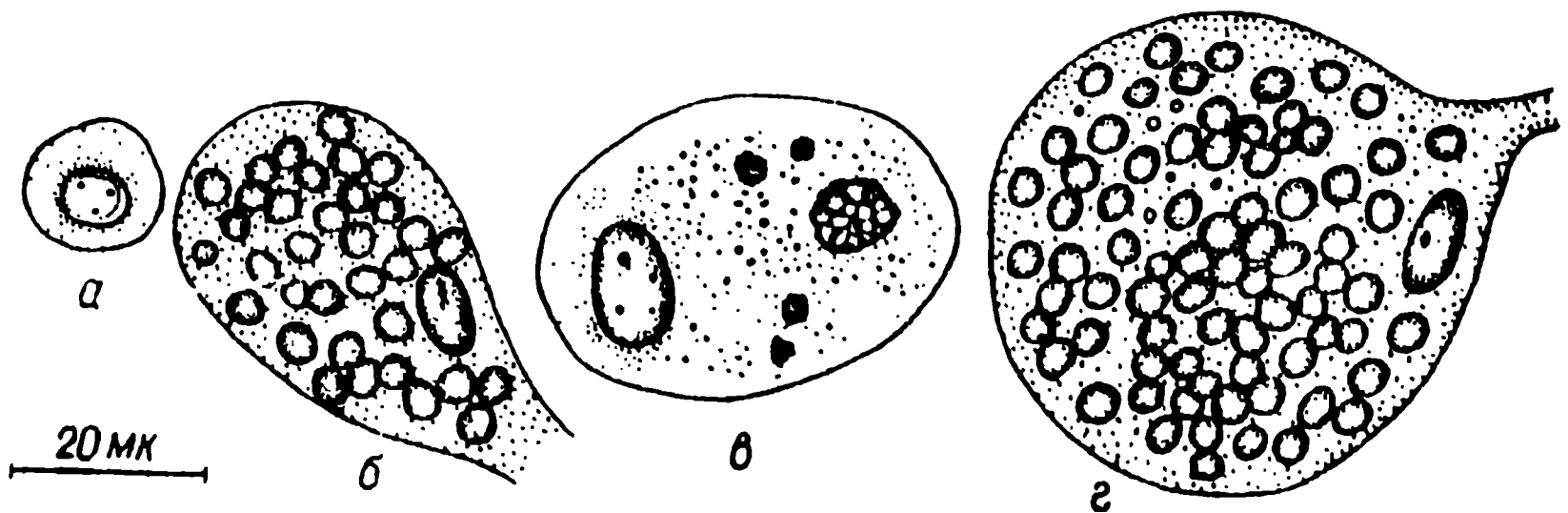


Рис. 29. Нервные клетки:
а - глиальные, б - грушевидные,
в - большие овальные, г - клетки с нейросекреторными гранулами.

зах цитоплазма нервных клеток содержит большое количество светлых, неокрашивающихся вакуолей или гранул. На витальных препаратах, полученных расщипыванием нервных ганглиев на предметном стекле в капле морской воды, в цитоплазме нервных клеток можно видеть желто-коричневые гранулы, размером 1-3 мк, многие клетки буквально забиты ими, чем объясняется коричневая окраска ганглиев. Гранулы дают реакции на липиды (с осмиевой кислотой) и на углеводы (йодная реакция). Коричневая окраска гранул обусловлена присутствием каротиноидов (гранулы чернеют в присутствии концентрированной серной кислоты). В спирте гранулы обесцвечиваются: растворяются липидный и каротиноидный компоненты гранул. Углеводный компонент на парафиновых срезах разрушается или сохраняется, но гистологическими красителями не окрашивается.

Кроме обычных нервных клеток, цитоплазма которых на парафиновых срезах заполнена вакуолями, а в живом состоянии каротиноидными гранулами, в ганглиях рапаны встречаются клетки без каротиноидных гранул, но с гранулами, интенсивно окрашивающимися паральдегид-фуксином. Такие клетки, размером 30-37 мк, встречаются в передней части церебрального ганглия. Цитоплазма их содержит мелкие, до 1 мк, гранулы, интенсивно окрашивающиеся паральдегид-фуксином. Иногда мелкие гранулы образуют плотные скопления в виде больших гранул или глыбок (рис. 29, в). Эти клетки, вероятно, можно рассматривать как нейросекреторные.

Функциональный анализ

У брюхоногих моллюсков, как и у других беспозвоночных, распределение нервных клеток и нервных волокон дифференциальное. Периферическое расположение нервных клеток в ганглиях беспозвоночных связано с отсутствием у них капиллярного кровоснабжения ганглиев. Другим следствием отсутствия капиллярного кровоснабжения ганглиев беспозвоночных является развитие специальных механизмов трофического обеспечения нервных клеток. У моллюсков среди нейронов развивается специальная глиальная ткань. Еще в начале нашего столетия Хольмгрен (Holmgren, 1900) выдвинул предположение о трофоспонгии — наличии системы внутриклеточных канальцев, обеспечивающих питание нейрона. Эта система, по мнению Хольмгрена, объединяет отростки глиальных клеток и аппарат Гольджи нейрона. В числе первых объектов Хольмгрена были крупные нейроны виноградной улитки. В последние годы электронномикроскопические исследования подтвердили, что отдельные отростки глиальных клеток внедряются в глубь тела нейрона (у заднежаберного моллюска *Tritonia diomedea* — Боровягин и Сахаров, 1965). У некоторых моллюсков в ганглиях развивается система межклеточных синусов и щелей, заполненных плотным гранулярным материалом — выделениями глиальных клеток (Aplysia-Rosenbluth, 1963).

Ядро нервных клеток Prosobranchia обычно содержит одно ядрышко и является диплоидным (Сахаров, 1965), в отличие от многоядрышковых гигантских полиплоидных ядер Pulmonata и Oristhobranchia. Цитоплазма нервных клеток моллюсков содержит различные включения. Гистохимическими исследованиями в нервных клетках виноградной улитки обнаружено большое количество гликогена (Eghard, 1912; Левинсон, 1943). Прижизненные цитологические исследования обнаружили в нервных клетках моллюсков несколько видов гранул — мелкие гранулы, являющиеся митохондриями и элементами аппарата Гольджи, и более крупные, содержащие желто-коричневый пигмент. У *Helix* и *Patella* пигментные гранулы содержат полисахариды и липиды (Chou, 1957a,б; Теодореску и Струве, 1962). Пигмент, содержащийся в гранулах, является каротиноидным (Cain, 1947). Гранулы нервных клеток

рапаны содержат гликоген, липиды и каротиноиды, в нервных клетках рапаны каротиноидные гранулы более крупные и многочисленные, чем в нервных клетках изученных *Patella* и *Helix* (у последних гранулы достигают 1,5 мк, у рапаны — 3 мк). Полисахариды и липиды, содержащиеся в гранулах нервных клеток, являются трофическим материалом. Каротиноиды гранул, возможно, участвуют в дыхательной функции нервной клетки (Cheesman, Lee, Zagalsky, 1967). В пигментных гранулах нейронов заднежаберного моллюска *Aplysia* наряду с каротинопротеинами обнаружен дыхательный гемопротеиновый пигмент (Chalazonitis, Arvanitaki 1963).

Некоторые нервные клетки беспозвоночных, как и позвоночных, обнаруживают секреторную активность, которой в настоящее время приписывается эндокринная роль. У многих беспозвоночных дифференцируются специальные нейросекреторные эндокринные органы, регулирующие различные жизненные функции организма: обмен веществ, размножение, рост, суточные ритмы и т.п.

Изучение нейросекреции беспозвоночных началось с 1931 г., когда Ханстрем (Hanström, 1931) обнаружил в глазном стебельке ракообразных скопление железистых клеток и связал их с гормональной регуляцией изменения окраски тела. С тех пор работы по исследованию нейросекреции у беспозвоночных становятся все многочисленнее и охватывают почти все группы беспозвоночных. В настоящее время явление нейросекреции привлекает внимание нейрологов, эндокринологов, экологов. За последние годы было проведено три международные конференции, посвященные вопросам нейросекреции. В 1961 г. в Ленинграде проходило всесоюзное совещание по нейросекреции, на котором был заслушан доклад о нейросекреции у водных беспозвоночных (Кусакин, 1964).

Литература по нейросекреции у брюхоногих моллюсков обширна и довольно противоречива. Большинство работ по нейросекреции моллюсков относятся к *Pulmonata* и *Opisthobranchia*. У *Pulmonata* нейросекреторные материалы обнаружены в отдельных нервных клетках, разбросанных в различных ганглиях, и в специальных скоплениях нейросекреторных клеток — нейрогемальных органах (Tuzet, Sanchez, Pavans de Ceccatty, 1957; Lever, 1957, 1958; Lever и др., 1959; Sanchez, Bord, 1958; Krause, 1960; Lane, 1963; Joose, 1964; Nolte, 1965). У *Opisthobranchia* также имеются отдельные нейросекреторные клетки и скопления их (Scharf, 1935; Gabe, 1953a; Lemche, 1955; Vi-

cent, 1962, 1965). Нейросекретция Prosobranchia изучена значительно слабее. Габе (Gabe, 1953) обнаружил нейросекреторные клетки в разных ганглиях Prosobranchia. Он отметил, что по мере повышения организации моллюсков нейросекреторные клетки концентрируются в определенных ганглиях. Горф (Gorf, 1961) нашел нейросекреторные образования почти во всех нервных клетках пресноводного переднежаберного моллюска *Vivipara vivipara*.

Некоторые авторы обнаружили связь между секреторным циклом нейросекреторных клеток моллюсков и размножением, сезонными и суточными ритмами и изменением солености окружающей воды (Gabe, 1951, 1954; Krause, 1960; Wautier и др., 1962; Vincente, 1962; Gorf, 1961, 1963). Однако многие работы по нейросекретции моллюсков требуют переоценки вследствие недостаточно критического использования методов выявления нейросекретции (Gabe, 1966; Simpson и др., 1966).

ОРГАНЫ ЧУВСТВ РАПАНЫ

Основными органами чувств у рапаны являются осфрадий, глаза истатоцисты. Кроме этих органов чувств, выполняющих роль дистантных рецепторов, под эпителием наружных покровов обнаженных частей тела рапаны разбросаны чувствительные клетки со свободными нервными окончаниями, с которыми связано осязание. Наибольшее количество таких чувствительных клеток в щупальцах и в сифоне.

Осфрадий у рапаны, как и большинства *Stenoglossa*, достигает высокой степени дифференциации. Он располагается в мантийной полости рядом с ктенидием и состоит из 60-70 темнопигментированных треугольных листочков, сидящих по обеим сторонам осфрадиальной оси. В средней части органа листочки имеют наибольшую длину, к концам его они укорачиваются. Вдоль оси осфрадия идет довольно длинный нервный тяж, состоящий из массы нервных волокон и ганглиозных клеток с круглым ядром и небольшим количеством цитоплазмы, образующих плотные скопления по периферии нервного тяжа, от него в каждую пару осфрадиальных листочков отходят боковые нервные веточки.

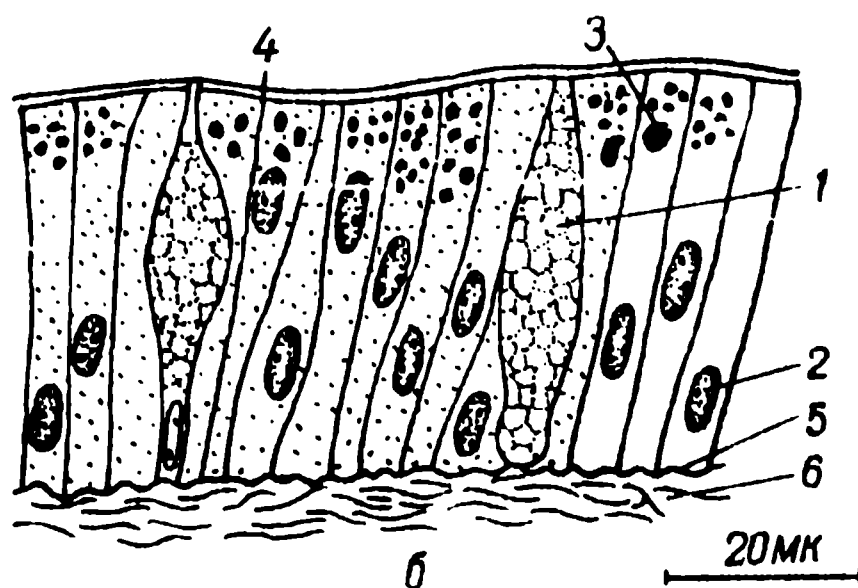
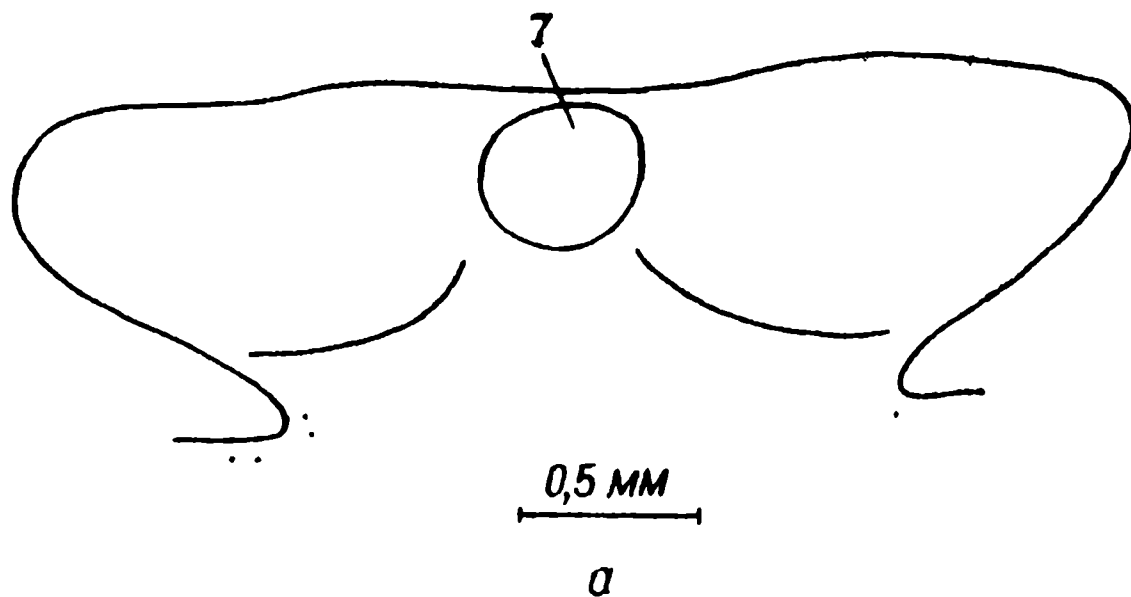


Рис.30. Осфрадий рапаны:

а - поперечный разрез через осфрадий, б - эпителий осфрадия; 1 - мукусные клетки, 2 - ядра эпителиальных клеток, 3 - пигментные гранулы, 4 - бороздчатая каемка, 5 - базальная мембрана, 6 - нервные волокна, 7 - осфрадиальная ось.

Осфрадалльные листочки с обеих сторон выстланы эпителием, между эпителиальными слоями находятся соединительная ткань с многочисленными кровеносными лакунами, нервными волокнами и клетками. Эпителий осфрадалльных листочков сверху несет довольно толстую бороздчатую каемку, снизу ограничен зубчатой базальной мембраной (рис.30,б). Основным типом клеток эпителия являются узкие клетки высотой до 40 мк с большим (до 6 мк) овальным ядром. На срезах ядра эпителиальных клеток располагаются довольно плотно, в несколько рядов. В верхней части кле-

трк цитоплазма заполнена пигментными гранулами зеленоватого цвета, размером 1-2 мк (рис.30,б). Среди пигментных эпителиальных клеток встречаются большие бокаловидные мукусные клетки и маленькие нервные волокна, тянущиеся от лежащих под эпителием нервных клеток.

Осфрадий является дистантным органом химического чувства. При помощи осфрадия рапана может улавливать запахи на довольно большом расстоянии. Рапана, вероятно, реагирует на вещества, выделяемые пластинчатожаберными моллюсками. Так, если в аквариум, где содержатся рапаны, поместить мидий, рапаны выставляют наружу из раковины свои сифоны и начинают медленно покачивать ими. Физиологическими опытами установлено, что хищные моллюски реагируют на запах своей жертвы, а нехищные моллюски - на запах своих врагов. Будденброк (Buddenbrock, 1952), например, отмечает, что *Patella* реагирует на вещества с запахом *Murex*, а морской гребешок (*Pecten*) - на вещества, содержащиеся в морской звезде. *Nassa reticulata* реагирует на мясо краба и может улавливать его запах на расстоянии 1-2 м (Hentschel, 1932).

Глаз рапаны представляет собой оптический пузырек, расположенный в средней части щупальца.

Наружный эпителий над глазом состоит из прозрачных кубических клеток, образующих наружную роговицу, под ней располагается прозрачный слой коллагеновых волокон - внутренняя роговица.

Оптический пузырек выстлан слоем светочувствительных клеток, образующих ретину, в нем имеется сферический прозрачный хрусталик. Ретина состоит из клеток двух типов - зрительных и пигментных (рис.31,в). На внутренней стороне оптического пузыря высота клеток ретины 55 мк, с наружной стороны глаза, против роговицы клетки ретины уплощены и лишены пигмента. Пигментные клетки - цилиндрические с округлым ядром, верхняя часть клетки заполнена гранулами черного пигмента. Зрительные клетки более узкие, ядра у них овальные и расположены ниже ядер пигментных клеток. Под ретиной в соединительной ткани идут нервные волокна, которые подходят к зрительным клеткам.

Органы равновесия -статоцисты - два небольших пузырька, расположенных под передними концами педальных ганглиев. Изнутри они выстланы невысоким ресничным эпителием и содержат округлый статолит.

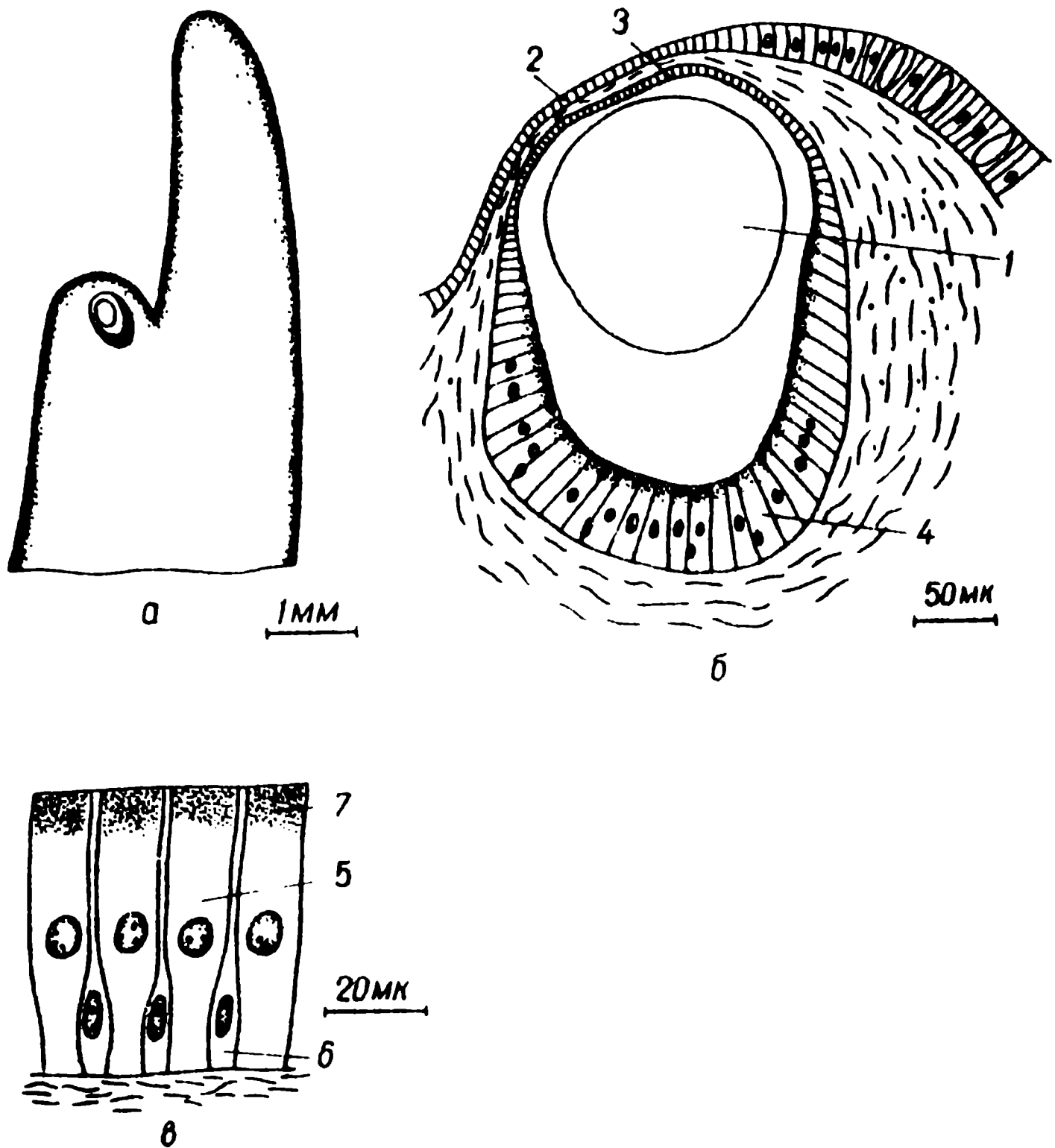


Рис. 31. Глаз рапаны:

а - щупальце с глазом (внешний вид), б - продольный разрез через глаз, в - клетки ретины; 1 - хрусталик, 2 - наружная роговица, 3 - внутренняя роговица, 4 - ретина, 5 - пигментные клетки, 6 - чувствительные клетки, 7 - пигментные гранулы.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА РАПАНЫ

АНАТОМИЯ И ГИСТОЛОГИЯ

Половая система рапаны характеризуется довольно сложной дифференциацией, она приспособлена к внутреннему оплодотворению и откладыванию самками кожистых коконов.

Светло- или темно-оранжевый семенник зрелых самцов занимает верхнюю часть висцерального мешка и лежит над пищеварительной железой. Он состоит из широких коротких трубочек, одетых тонкой соединительнотканной оболочкой, большое количество коричневых пигментных гранул в оболочке придает семеннику оранжевый цвет. Внутри трубочек – половые клетки на разных стадиях формирования; у стенок лежат сперматогонии, ближе к центру – сперматоциты, сперматиды и сперматозоиды. Сперматогонии, величина которых 9–11 мк, имеют небольшое количество цитоплазмы и округлое или слегка овальное светлое ядро с несколькими крупными гранулами хроматина; размер ядра – до 6 мк.

Сперматоциты характеризуются более темным ядром, сперматоциты I порядка имеют почти такое же по размерам ядро, как и сперматогонии, у сперматоцитов II порядка оно меньше – до 4 мк. В ядрах сперматоцитов I порядка крупные гранулы хроматина располагаются по периферии ядра, все ядро сперматоцитов II порядка диффузно темное. В сперматоцитах цитоплазмы еще меньше, чем в сперматогониях. После двух редукционных делений сперматоцита образуются более мелкие сперматиды. Сперматиды имеют маленькое (2–3 мк) округлое ядро с темным хроматиновым колпачком. В результате спермиогенеза сперматиды превращаются в сформированные сперматозоиды. Длина зрелого сперматозоида 70 мк. Спер-

На рис. 32: а – сперматогоний, б – сперматоцит I порядка, в – сперматоцит II порядка, г – сперматиды, д – сперматозоид, е – питательная клетка.

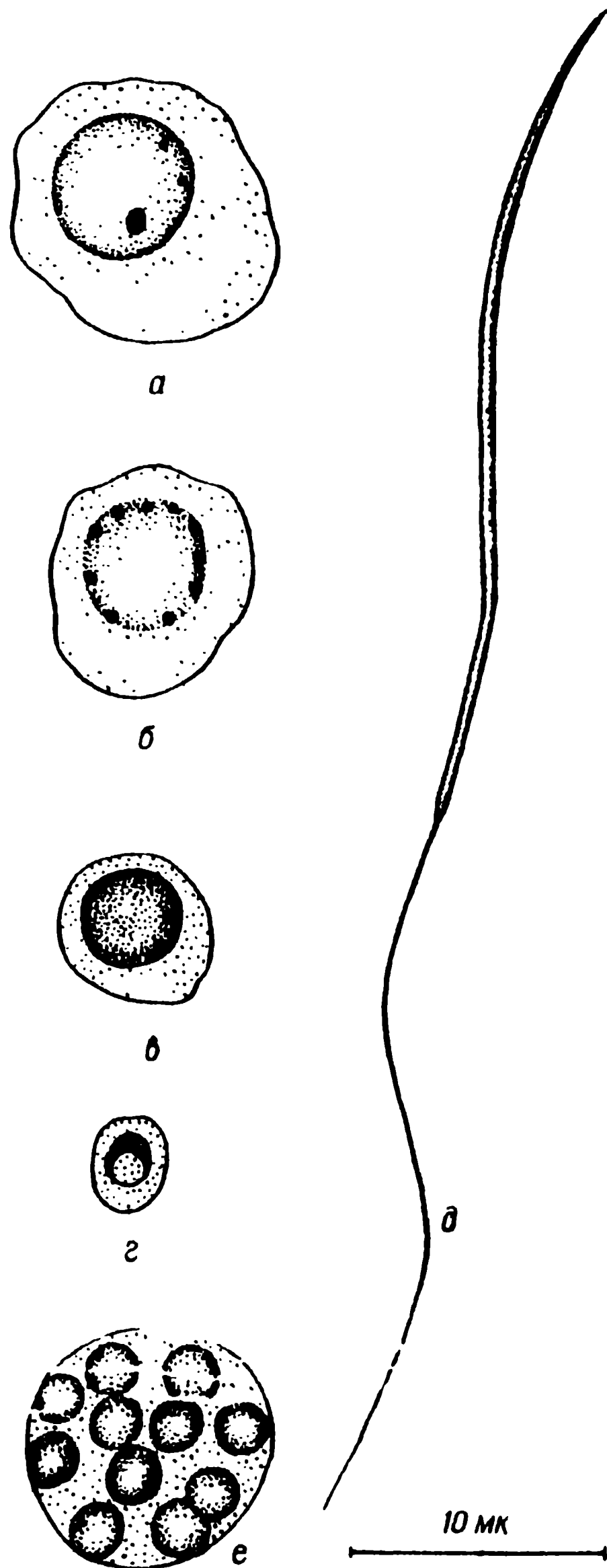


Рис. 32. Мужские половые клетки рапаны.

матозонд имеет заостряющуюся на переднем конце нитевидную головку, длиной 25-30 мк, и более тонкую хвостовую нить. Головка, в отличие от хвостовой нити, интенсивно окрашивается гематоксилином. Все сперматозонды рапаны имеют одинаковую форму, диморфизма у них не наблюдается.

Кроме обычных половых клеток в семеннике рапаны встречаются группы слабо окрашивающихся гематоксилином округлых клеток, размером 10-12 мк, со светлыми вакуолями и несколькими окрашенными гематоксилином небольшими гранулами (рис. 32, в). Эти клетки образуются в результате неправильного сперматогенеза и поступают в *vesicula seminalis*, где служат для питания зрелых сперматозондов.

Трубочки семенника соединяются и образуют общий проток - семяпровод, который идет вперед вдоль примыкающей к колюмелле стороны висцеральной массы (рис. 32, б). Семяпровод рапаны делится на два отдела - длинный задний отдел в виде толстой извитой трубки с сидящими на ней многочисленными ампулами - *vesicula seminalis* и короткий передний отдел в виде тонкой трубки без ампул - *vas deferens*. Снаружи семяпровод одет тонким слоем мышечных волокон. Ампулы *vesicula seminalis* выстланы изнутри цилиндрическим эпителием высотой 20-30 мк. Овальное ядро размером 6 мк лежит в нижней части эпителиальной клетки. Цитоплазма ее содержит различного размера вакуоли, в некоторых вакуолях встречаются зеленовато-бурые включения, а иногда и спермии; много зеленоватых гранул в цитоплазме.

Полость *vesicula seminalis* заполнена зрелыми сперматозондами и округлыми питательными клетками. *Vesicula seminalis* служит резервуаром для зрелых сперматозондов, здесь же происходит фагоцитоз эпителиальными клетками лишних и ослабевших спермиев.

Vas deferens представлен в виде довольно тонкой трубки, выстланной ресничным цилиндрическим эпителием. В отличие от *vesicula seminalis* клетки *vas deferens* имеют невакуолизированную цитоплазму. *Vas deferens* подходит к заднему вентральному концу дополнительной железы полового тракта - простаты, лежащей в виде большого удлинено-овального коричневого органа у правого края мантийной полости.

В нижней части простаты проходит маленькая щель, выстланная ресничным цилиндрическим эпителием, являющаяся продолжени-

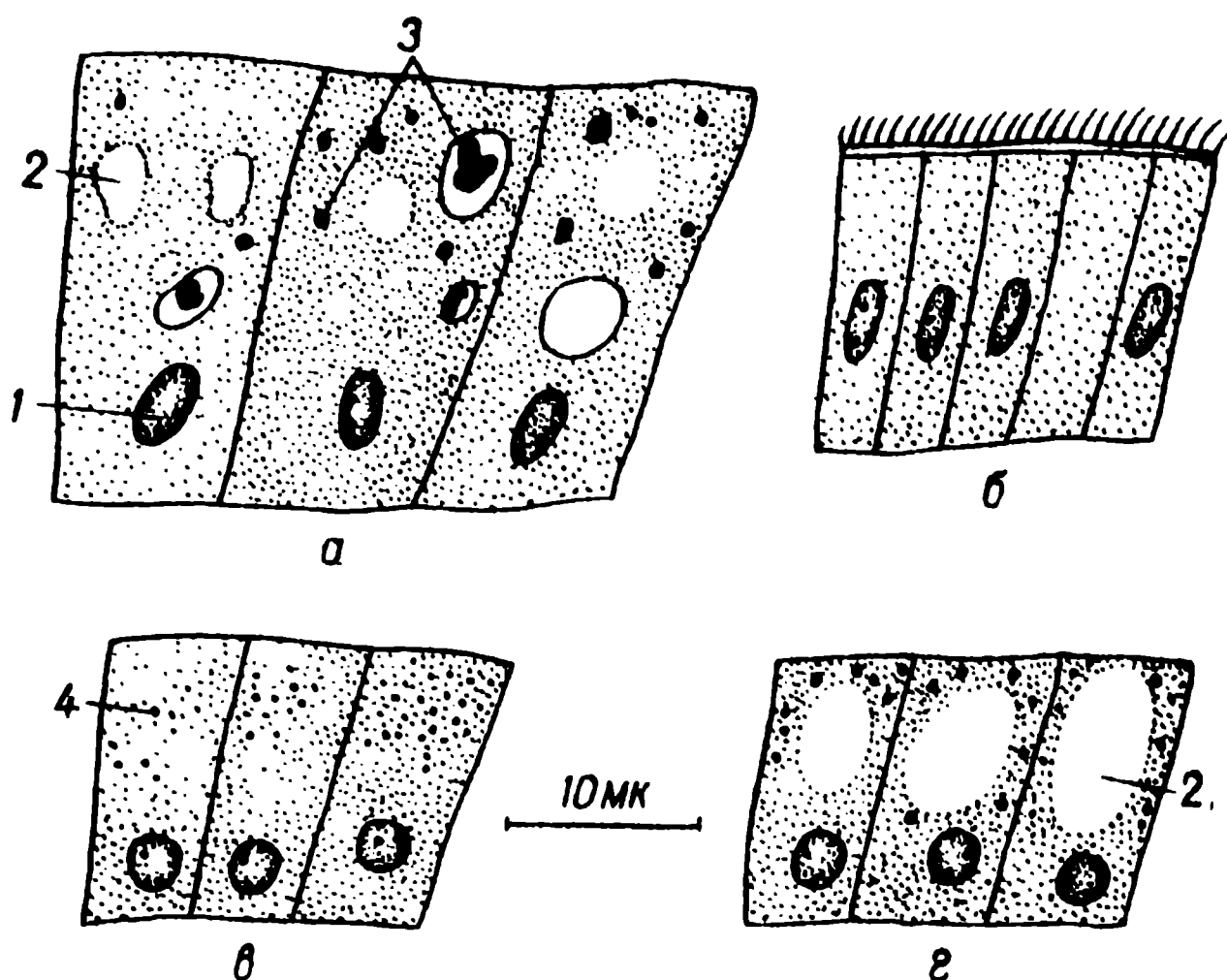


Рис. 33. Эпителий:

а - vesicula seminalis , б - vas deferens ,
в - наружной части простаты, г - внутренней части простаты;
1 - ядра, 2 - вакуоли, 3 - коричневые глыбки клеток vesicula
seminalis , 4 - секреторные гранулы клеток простаты.

ем полости vas deferens . Простата состоит из многочисленных многократно ветвящихся трубочек, впадающих в указанную выше щель. Трубочки выстланы небольшими (12-14 мк) железистыми клетками с круглым (6-7 мк) ядром. Цитоплазма этих клеток заполнена мелкими гранулами, интенсивно окрашивающимися анилиновым синим (рис.33,в). В клетках более глубоких частей простаты вакуоли часто занимают почти всю клетку (рис.33,г). Между трубочками встречаются соединительнотканые лейдиговские клетки.

В передней части простаты щелевидный проток выходит из железистой массы и идет вперед под простатой, а затем направляется под наружным эпителием и мышечным слоем от правого края мантийной полости к пенису, расположенному на переднем конце

тела. Снаружи, там, где проходит проток, заметно нитевидное вздутие. Дальше проток идет внутри пениса и заканчивается на его конце наружным отверстием. Проток выстлан изнутри ресничным эпителием.

У рапаны яичник расположен в том же месте, что и семенник, отличается от семенника желтым цветом (см. рис. I, а). Яичник состоит из многочисленных длинных трубочек, одетых тонкой соединительнотканной оболочкой и мышечными волокнами. В соединительной ткани между трубочками, как и в семеннике, содержатся гранулы коричневого пигмента, но их значительно меньше, чем в семеннике. По стенкам трубочек лежат небольшие первичные половые клетки, часть которых превращается в оогонии, а затем в ооциты.

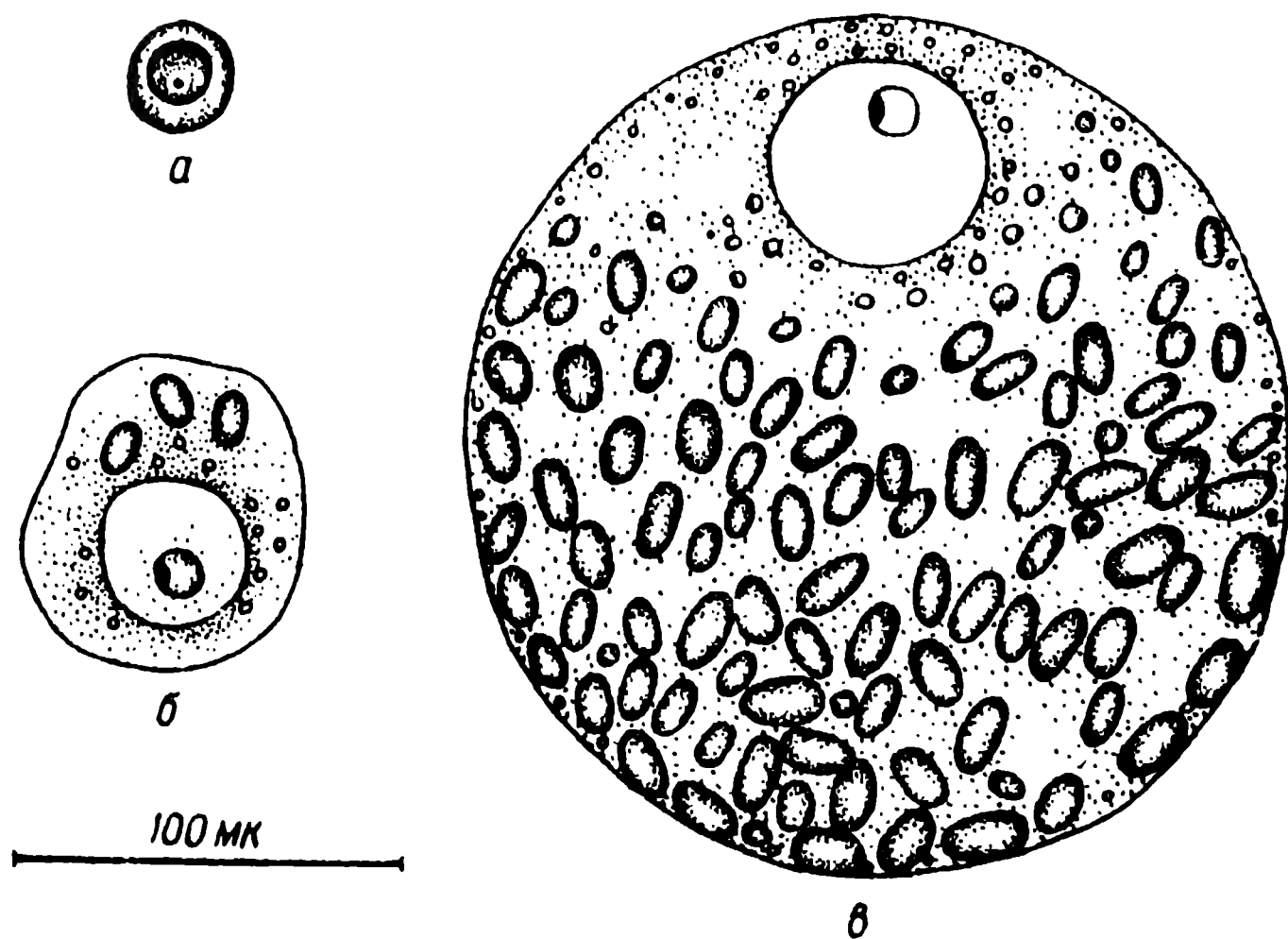


Рис. 34. Женские половые клетки рапаны:
а - оогоний, б - ооцит I порядка, в - ооцит
II порядка.

При превращении оогониев в ооциты строение ядра резко изменяется: появляется довольно крупное интенсивно окрашивающееся ядрышко, и ядро принимает вид светлого пузырька. Ооциты I

порядка характеризуются интенсивным ростом ядра и цитоплазмы. Их мелкогранулярная, слабо окрашивающаяся цитоплазма содержит небольшие, размером до 1 мк, интенсивно окрашивающиеся анилиновым синим гранулы. Иногда видны скопления таких гранул, представляющих аппарат Гольджи, у ядра. В поздних ооцитах I порядка встречаются двойные гранулы с окрашивающейся оранжем G центральной частью и анилиновым синим - колпачком. Это указывает на то, что на элементах аппарата Гольджи образуются желточные гранулы. Цитоплазма ооцитов I порядка содержит также небольшие жировые вакуоли.

Когда ооцит достигает 40-50 мк, начинается процесс вителлогенеза и образования ооцитов II порядка. К концу вителлогенеза зрелые ооциты II порядка достигают 200-220 мк, а ядро их - 50 - 60 мк. Ядро зрелого ооцита лежит на анимальном конце клетки среди мелких гранул - содержит большое ядрышко с сидящим на нем колпачком. Большая же часть зрелого ооцита заполнена крупными /15-20 мк/ овальными желточными гранулами / рис. 36 /.

Яйцевод, как и семяпровод, проходит по колюмеллярной стороне висцеральной массы, на всем протяжении он представлен прямой трубкой, которая в области почки подходит к заднему концу белковой железы полового тракта и открывается в ее полость; яйцевод изнутри выстлан ресничным эпителием (~~см. рис. 33, а~~).

Белковая железа представляет собой плотную массу сероватого цвета. Внутри верхней половины белковой железы имеется большая щель; ниже эта щель раздваивается, а на поверхности железы появляется едва видимая вертикальная борозда, указывающая на то, что железа состоит из слившихся колен U-образной трубки. В заднее колено снизу впадает яйцевод; от переднего колена вниз отходит проток, который посылает влево широкое ответвление к так называемой "заглатывающей железе" и затем впадает в вентральный канал капсульной железы.

Полость белковой железы выстлана слоем узких ресничных эпителиальных клеток, высотой 50-60 мк. Под эпителием лежит слой мышечных волокон, а ниже - субэпителиальные железистые клетки с вытянутыми концами, образующими длинные протоки, открывающиеся в полость железы. Субэпителиальные клетки расположены перпендикулярными к поверхности полости рядами, а протоки образуют пучок, расположенный между двумя рядами клеток.

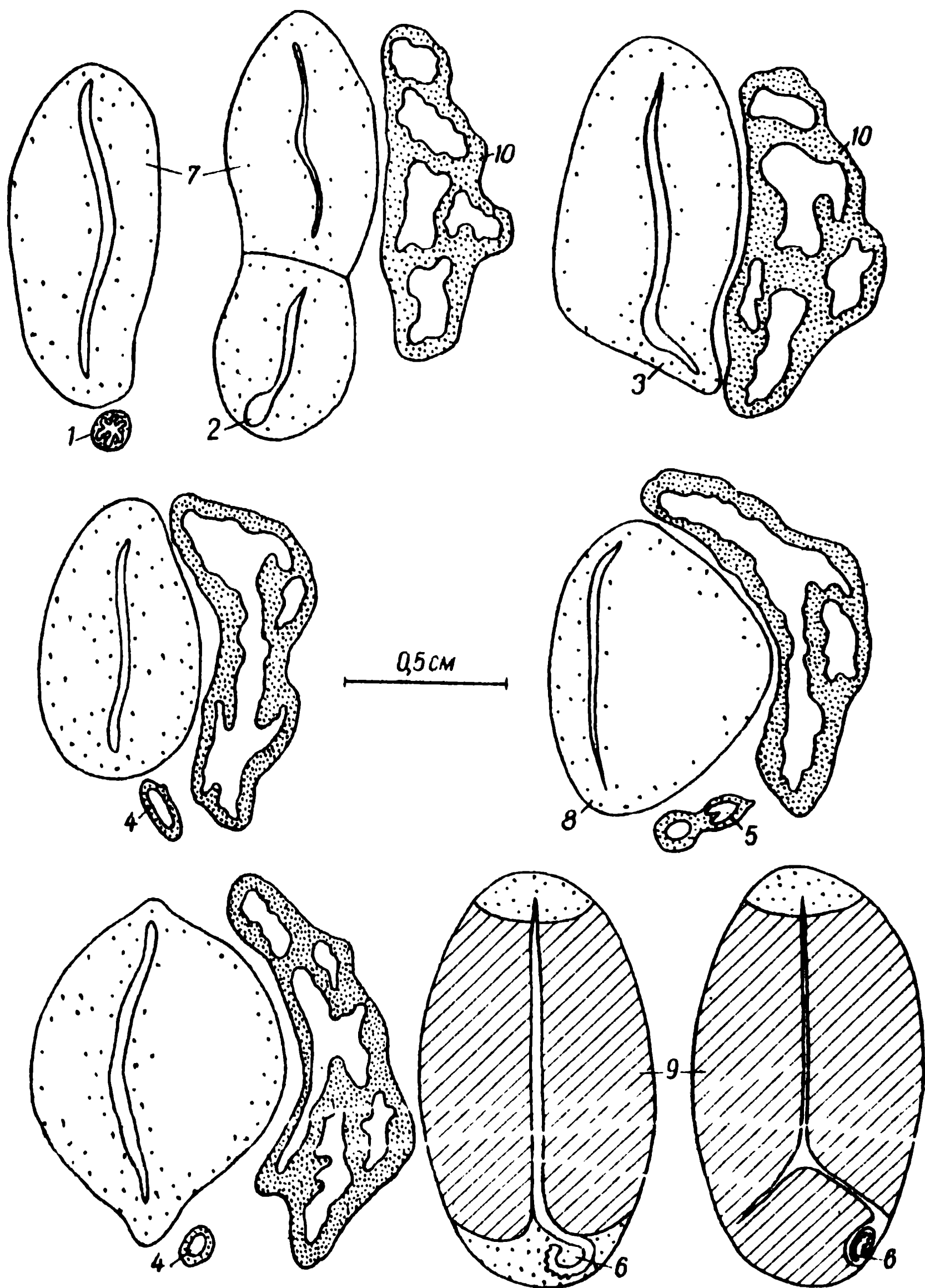


Рис. 35. Железистая часть яйцевода (серия поперечных разрезов).

Овальные или четырехугольные железистые клетки имеют размер 20-25 мк, диаметр их протоков 3-4 мк. Ядро клеток округлое, размером 6 мк. Цитоплазма заполнена круглыми белковыми гранулами размером 2 мк (рис.37,а). Белковая железа секретирует жидкий белок, который накапливается внутри яйцевой капсулы.

Между белковой и капсульной железой лежит коричневого цвета образование, довольно большое (рис.35, 36). Оно примыкает к внутренним стенкам этих желез и снаружи не видно. Это "заглатывающая железа", описанная Фреттером (Fretter, 1941) у *Nucella lapillus*.

Стенка "заглатывающей железы", прилегающая к капсульной железе, изнутри гладкая. Стенки - прилегающая к белковой железе и наружная - несут очень высокие складки в виде перегородок, разделяющих полость образования на отдельные камеры, соединяющиеся с центральной полостью. В центральную полость "заглатывающей железы" впадает проток, который соединяется с обеими железами - слизистой и капсульной.

Полость "заглатывающей железы" заполнена мелкими коричневыми гранулами, желточными гранулами яиц и сперматозоидами. Стенки "заглатывающей железы" выстланы эпителием, клетки которого содержат большое количество вакуолей и коричневых гранул /рис.37,в/. В "заглатывающей железе" происходит фагоцитоз лишних и ослабевших сперматозоидов и яиц.

Функцию *reservoirium seminis* у рапаны выполняет проток "заглатывающей железы", где видны многочисленные, прикрепившиеся головками к эпителиальным клеткам сперматозоиды.

Рядом с белковой железой справа от мантийной полости в виде овально-удлиненного желтого тела лежит большая капсульная железа. Внутри капсульной железы в дорсо-вентральном направлении проходит щель, разделяющая железу на две доли (рис. 35, 36). От центральной щели внутрь долей отходят многочисленные

На рис. 35: 1 - яйцевод, 2 - место впадения яйцевода в белковую железу, 3 - место отхождения от белковой железы протока, соединяющегося с капсульной железой, 4 - проток между белковой и капсульной железами, 5 - проток "заглатывающей железы", 6 - вентральный проток капсульной железы, 7 - белковая железа, 8 - слизистая задняя часть капсульной железы, 9 - капсульная железа, 10 - "заглатывающая железа".

ные глубокие трещины. Задний конец капсульной железы от основной желтой массы отделен узкой мышечной полоской, цвет его серый, такой же, как белковой железы.

От заднего конца капсульной железы дорсально направляется вперед серая полоска, которая примерно на трети длины железы значительно сужается и далее идет до переднего конца капсульной железы, где несколько расширяется, огибая его. Между двумя долями капсульной железы вентрально проходят две мышечные складки, маленькая и большая. Большая складка закручена в виде трубки и образует вентральный канал, тянущийся вдоль всей капсульной железы. На переднем конце капсульной железы вентральный

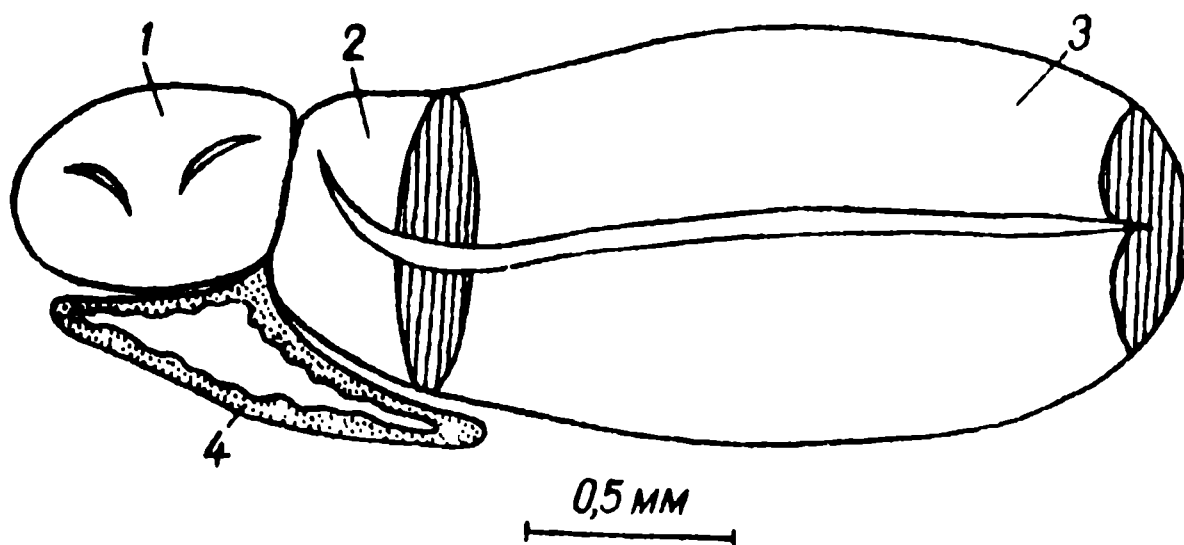


Рис. 36. Продольный разрез железистого отдела яйцевода:

1 - белковая железа, 2 - слизистая задняя часть капсульной железы, 3 - капсульная железа, 4 - "заглатывающая железа".

На рис. 37: а - белковая железа, б - капсульная железа, в - "заглатывающая железа"; 1 - эпителиальные клетки, 2 - железистые клетки, 3 - протоки железистых клеток, 4 - бороздчатая каемка, 5 - стенка капсулы, 6 - вакуоли клеток "заглатывающей железы", 7 - коричневые глыбки клеток "заглатывающей железы".

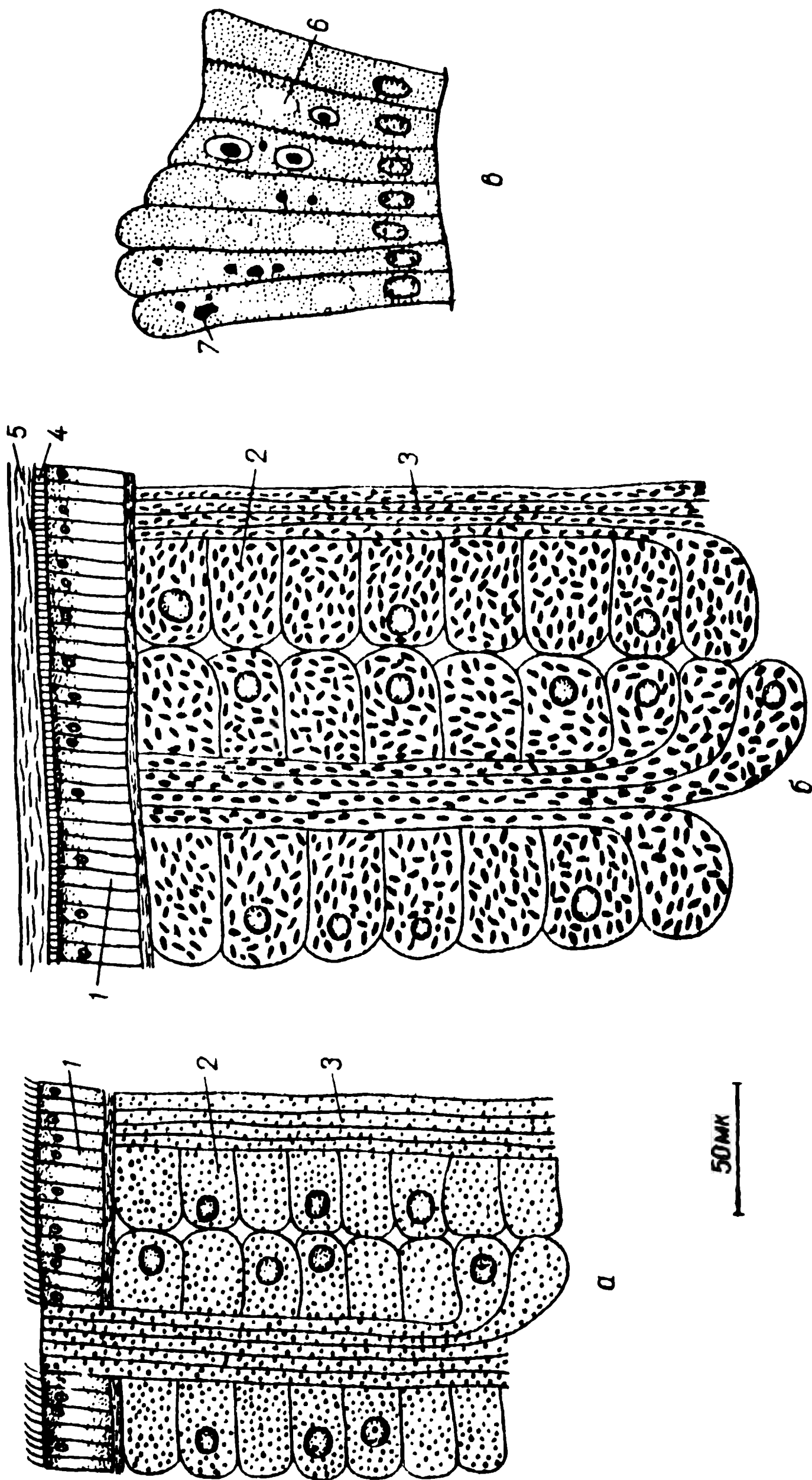


Рис. 37. Гистологическое строение железистого отдела яйцевода и "заглатывающей железы".

канал впадает в мускулистую вагину, заканчивающуюся наружным половым отверстием в правом верхнем конце мантийной полости, рядом с анусом. При впадении вентрального канала в вагину имеется боковой мускулистый мешок, семяприемник — bursa copulatrix.

Тонкое строение капсульной железы напоминает строение белковой железы. Полость ее выстлана однослойным эпителием, верхний край его имеет довольно толстую каемку с поперечной исчерченностью и лишен ресничек. К этой каемке плотно прилегает гомогенный белковый слой, из которого образуется яйцевая капсула. Эпителий подстилает ^сслой ^{вн}мышечных волокон. Субэпителиальные железистые клетки расположены рядами, а протоки их идут параллельными пучками. Клетки капсульной железы крупнее, чем белковой железы, и достигают 50–70 мк, ядро их больше (10–12 мк). Цитоплазма заполнена веретеновидными белковыми гранулами величиной 3–4 мк (рис. 37, б). Строение заднего отдела и дорсальной полосы капсульной железы сходно со строением основной массы железы, но цитоплазма железистых клеток заполнена очень мелкими /менее 1 мк/ гранулами, интенсивно окрашивающимися толудиновым синим и дающими ШИК-реакцию. В отличие от основной массы капсульной железы эти отделы секретируют мукопротеиды.

Функциональный анализ

Хотя половая система у *Stenoglossa* высоко развита, некоторые представители этого семейства сохраняют примитивные черты. У самцов *Tritonalia erinacea* vas deferens имеет остаток гоноперикардиального протока в виде короткого дивертикула, а простата соединяется с мантийной полостью щелевидным отверстием (Fretter, 1941). У *Nucella lapillus*, по данным Фреттер, нет следов гоноперикардиального протока, отверстие простаты в мантийную полость редуцируется до маленькой поры. По анатомическому строению мужской половой системы рапана стоит ближе к *Nucella lapillus*: у нее нельзя обнаружить ни следов гоноперикардиального канала, ни сообщения простаты с мантийной полостью. Но у рапаны и *Nucella* имеются значительные различия в микроскопическом строении простаты. У *Nucella lapillus*

а также *Tritonalia erinacea* простата имеет большую полость и состоит из гроздьев железистых клеток с удлинёнными концами, которые открываются в полость простаты. У рапаны она состоит не из гроздьев железистых клеток, а из ветвящихся трубочек, выстланных железистыми клетками. Кроме того, у рапаны вместо большой полости в простате имеется только небольшой проток.

У самок рапаны, как и *Nucella*, половая система высоко развита; сложной дифференциации достигают дополнительные железы, служащие для формирования яйцевой капсулы, — белковая и капсульная железы — и специальный орган — "заглатывающая железа", служащий для заглатывания лимфических сперматозоидов и яиц.

В сем. *Muricidae*, как и в некоторых других семействах *Prosobranchia*, наряду с нормальным сперматогенезом наблюдается атипичный сперматогенез, в результате которого образуются атипичные спермии. Характер атипичного сперматогенеза, форма и размеры атипичных спермиев у разных видов имеют свои особенности.

Дюпуа (Duroy, 1964) разделил атипичные спермии брюхоногих моллюсков на нитевидные, имеющие головку и хвостовую нить и отклоняющиеся от нормы в сторону увеличения или уменьшения хромосомного набора, и червеобразные спермии, лишенные головки и имеющие либо небольшое количество хроматина, либо совсем лишенные его.

У мурцид типичные и атипичные спермии не достигают таких резких различий, как у некоторых других *Prosobranchia*, у которых атипичные спермии в сотни раз крупнее типичных (*Viviparus*, *Janthina*). Тем не менее различия между типичными и нетипичными сперматозоидами у некоторых мурцид хорошо выражены. У *Murex trunculus*, *M. brandaris*, *M. edwardsii* и *Tritonalia erinacea* атипичные спермии червеобразные, более крупные, чем типичные, и лишены хроматина (Schitz, 1920; Tuzet, 1930; Дюроу, 1964). У *Nucella lapillus* атипичные спермии отличаются от типичных только меньшим количеством хроматина, внешне они очень сходны (Portmann, 1931). У *Ocenebrina aciculata* нетипичные спермии и нетипичный сперматогенез отсутствуют (Renault, 1965). У рапаны, как и у *Nucella* и *Ocenebrina*, диморфизм спермиев отсутствует. Но наряду с типичным сперматогенезом у рапаны можно наблюдать первые этапы атипичного сперматогенеза, образование клеток с дегенерировавшими ядрами и

цитоплазмой, заполненной гранулами. На этом атипичный сперматогенез заканчивается, он не приводит к формированию атипичных сперматозоидов; указанные круглые клетки вместе со зрелыми сперматозоидами поступают в *vesicula seminalis* и служат питательными клетками для последних. Питательные клетки найдены в семеннике и *vesicula seminalis* *Littorina littorea*, *L. obtusata*, *L. rudis* (Reinke, 1912; Linke, 1934). У мурицид *Murex* и *Nucella* питательных клеток в семеннике нет (Portmann, 1931; Tuzet, 1930). Однако ранние стадии их нетипичного сперматогенеза сходны с питательными клетками рапаны.

Большой интерес представляет процесс формирования яйцевых капсул у рапаны и участие в нем дополнительных желез полового тракта. Полностью сформированная яйцевая капсула у каждого вида мурицид имеет определенную форму, характеризующуюся видовой специфичностью. Яйцевые капсулы рапаны имеют вид вертикально стоящих, прикрепленных плоской подошвой к субстрату цилиндрических стручков. На верхнем конце капсула несколько расширяется как сзади, так и, особенно, спереди и заканчивается плоской овальной площадкой. Передний слегка вытянутый вперед, конец капсулы между верхней плоской площадкой и передней стенкой капсулы несет маленькое круглое отверстие, затянутое тонкой пленкой и заполненное плотной прозрачной студенистой массой — мукусной пробкой. Стенка капсулы довольно плотная, кожистая, изнутри она выстлана тонкой прозрачной пленкой. В капсуле, кроме яиц, содержится жидкий белок, служащий для питания развивающихся эмбрионов.

Формирование яйцевого кокона происходит в капсульной железе. У рапаны во время яйцекладки в полости капсульной железы можно наблюдать 2-3 одновременно формирующихся кокона. Кокон, находящийся в капсульной железе, по форме еще очень непохожи на готовые коконы, они плоские и очень широкие.

Процесс формирования яйцевого кокона у рапаны можно представить следующим образом. Яйца из яйцевода попадают в белковую железу, а затем вместе с белком — в капсульную железу. Проходя по протоку, соединяющему белковую железу с капсульной, служащим *resertaculum seminis*, возможно, в капсульной железе, яйца оплодотворяются. К этому времени в результате секретов клеток капсульной железы образуется пленчатая плоская капсула с круглым отверстием на заднем конце.

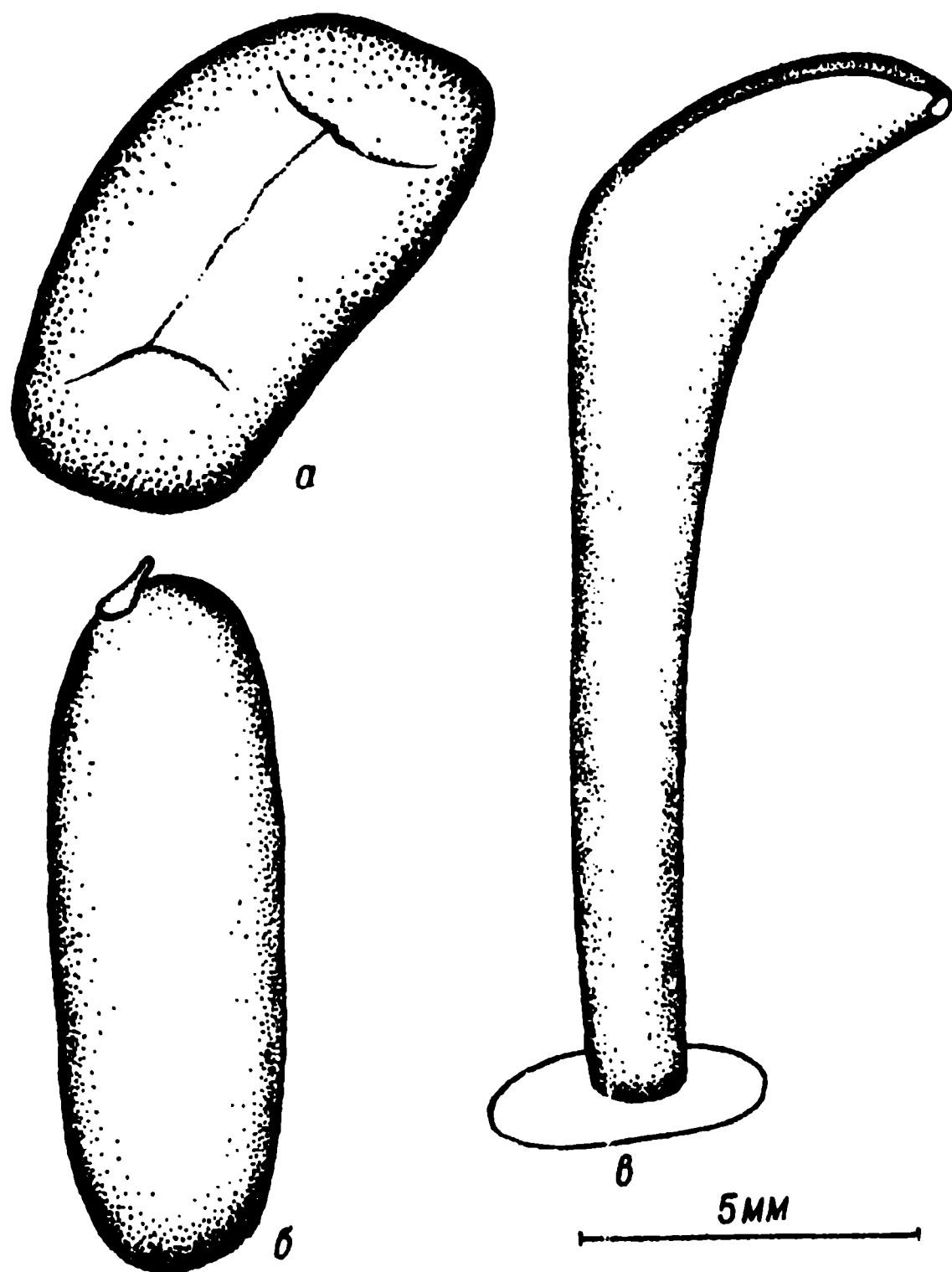


Рис. 38. Коконь рапаны:

а - кокон из полости капсульной железы, б - кокон по выходе из яйцевода, в - сформированный кокон.

Через отверстие капсулы оплодотворенные яйца вместе с жидким белком поступают внутрь капсулы, после чего отверстие закрывается мукусной пробкой, секретируемой задним мукусным отделом капсульной железы. Затем капсула продвигается вперед между правой и передневентральной долей капсульной железы, по мере продвижения стенки ее утолщаются в результате секреции железистых клеток капсульной железы. Мягкая еще капсула, дой-

дя до переднего конца капсульной железы, проталкивается через понижение передневентральной доли и попадает в вентральный канал капсульной железы, при этом она переворачивается и ее отверстие оказывается расположенным на переднем конце, а сама она приобретает цилиндрическую форму. По вентральному каналу через половое отверстие она выходит наружу; в этот момент она не имеет еще окончательной формы /рис.38,б/.

Окончательное формирование яйцевого кокона рапаны происходит в вентральной pedalной железе ноги. Нам удалось наблюдать процесс яйцекладки рапаны на стеклянную стенку аквариума. Это происходило так. На правой боковой поверхности ноги рапаны образовалось глубокое впячивание в виде трубки. По этой трубке яйцевая капсула из полового отверстия подводилась к подошве ноги, а затем мышечными сокращениями подошвы передавалась к pedalной железе и вводилась в ее полость, так что снаружи оставался только задний конец капсулы. Нога рапаны обжимала кольцом основание капсулы, плотно приклеивая ее к субстрату и формируя при этом ее подошву. Находясь внутри полости pedalной железы, яйцевая капсула приобретает окончательную, характерную для нее форму, при этом она затвердевает, вероятно, в результате воздействия выделяющихся pedalной железой секретов. По окончании формирования яйцевой капсулы рапана освобождает ее из pedalной железы и передвигает ногу на небольшое расстояние. Сразу же вслед за этим на боковой поверхности ноги образуется складка и подается новая капсула. Передвижение рапаны и подача новой капсулы происходит довольно быстро, в течение 2-3 минут. Пребывание же капсулы внутри pedalной железы длится около 30 минут. Прикрепляя таким образом капсулу за капсулой к субстрату правильными рядами, рапаны делают большие кладки, насчитывающие сотни коконов.

Некоторые различия в процессе яйцекладки, которые наблюдаются у рапаны и *Musella lapillus*, вероятно, объясняются размерами последних. У более мелкой муцеллы формируется одна яйцевая капсула, занимающая по длине всю полость капсульной железы, при этом цилиндрическая форма возникает при вращении. (Frattier, 1941). У более крупной рапаны внутри капсульной железы может находиться одновременно несколько формирующихся яйцевых капсул и капсула приобретает цилиндрическую форму только в самом конце капсульной железы, при попадании в вентральный канал.

РАЗВИТИЕ РАПАНЫ

Количество работ по развитию моллюсков сем. *Muricidae* невелико. Брукс (Brooks, 1879) изучал развитие *Urosalpinx cinerea*; Пельзинер (Pelseneer, 1911), Портманн (Portmann, 1925) и Фишер (Fischer, 1941) изучали развитие *Nucella lapillus*; Франк (Frank, 1940) — развитие *Osinebra aciculata*, Хиразе (Hirase, 1925) дает краткое описание дробления яиц и личинки *Rapana thomasi*. Описание личинок некоторых мурицид имеются в работах Лебур (Lebour, 1937, 1945), Торсона (Thorson, 1940, 1946) и Натарайяна (Natarajan, 1962). В большинстве этих работ дается только внешняя картина развития или строения личинки и не затрагивается гистологическое строение эмбрионов и личинок.

Эмбриональное развитие и строение личинки

Яйца рапаны развиваются в яйцевой капсуле до стадии полностью сформированных личинок. В каждой яйцевой капсуле содержится 200–1000 больших круглых яиц желтоватого цвета, достигающих в диаметре 500 мк. Развиваются все яйца одинаково, формирования питательных яиц, как у некоторых других *Muricidae*, у рапаны не наблюдается. Яйцо очень богато желтком, анимальная вершина его содержит мелкие круглые или овальные гранулы, размером 2–3 мк; здесь же располагается большое ядро. Остальная часть яйца заполнена крупными (до 25 мк) овальными гранулами. Гранулы при придавливании покровным стеклом трескаются. Они дают гистохимические реакции на белки и представляют собой белковый желток. Жировой желток — маленькие капельки в поверхностном слое яйца. Капельки размещаются между овальными белковыми гранулами группами, на анимальном конце яйца они распределены более равномерно. Капельки дают гистохимические реакции на липиды (окрашивание суданом III и осмиевой кислотой). Кроме белка и жира яйцо содержит гликоген, концентрирующийся на анимальном конце яйца (ШИК-реакция дает диффузное окрашивание на анимальном полюсе).

Очень интересной особенностью яиц рапаны является наличие в них пурпура, локализующегося в очень мелких гранулах поверхностного слоя яйца. Живые яйца слегка желтоватые, мертвые приобретают фиолетовую окраску. Здесь происходит тот же процесс, что и в гипобранхиальной железе: бесцветный прохромоген превращается в окрашенный пурпур и диффузно окрашивает все яйцо.

Дробление яиц у рапаны, как и у всех моллюсков, спиральное. Так как яйца рапаны богаты желтком, дробление их неравномерное: на стадии четырех бластомеров один бластомер намного крупнее остальных. При первом и втором дроблении наблюдается временное образование полярных лопастей, которые затем исчезают. При дроблении яиц происходит неравномерное распределение желтка как белкового, так и жирового. Крупные белковые гранулы и основная масса жирового желтка попадают в бластомер D, остальные макромеры содержат лишь мелкие белковые гранулы и небольшое количество жировых капелек, микромеры почти совсем лишены желтка. Дыхательные ферменты цитохромоксидаза и пероксидаза в овоцитах и зрелых яйцах локализуются в анимальной околоядерной плазме. Бензидиновая реакция на пероксидазу и надиди-реакция на цитохромоксидазу вызывает диффузное окрашивание всей анимальной плазмы, но наиболее интенсивно окрашиваются мелкие гранулы. Интенсивную бензидиновую реакцию дают также полярные тельца. В дробящихся яйцах цитохромоксидаза и пероксидаза локализуются в анимальных частях бластомеров. Пурпур при дроблении яйца сохраняется по периферии основной желточной массы. Гастрюляция осуществляется путем эпиболлии: быстро разрастающиеся микромеры обрастают основную массу желтка. Через 6 дней после начала развития на переднем конце эмбриона появляются реснички и он становится подвижным. У эмбриона формируется первичный кишечник, нижней стенкой кишечника остается желточная масса. В желточной массе у полости первичного кишечника лежит большое круглое ядро с небольшим ядрышком и отдельными зернами хроматина.

На рис. 39: а — 3-дневный эмбрион, б — 5-дневный эмбрион, в — 7-дневный эмбрион, г — продольный разрез 7-дневного эмбриона; 1 — боковые желточные выросты, 2 — желток, 3 — ротовое отверстие, 4 — первичный желудок, 5 — желточное ядро.

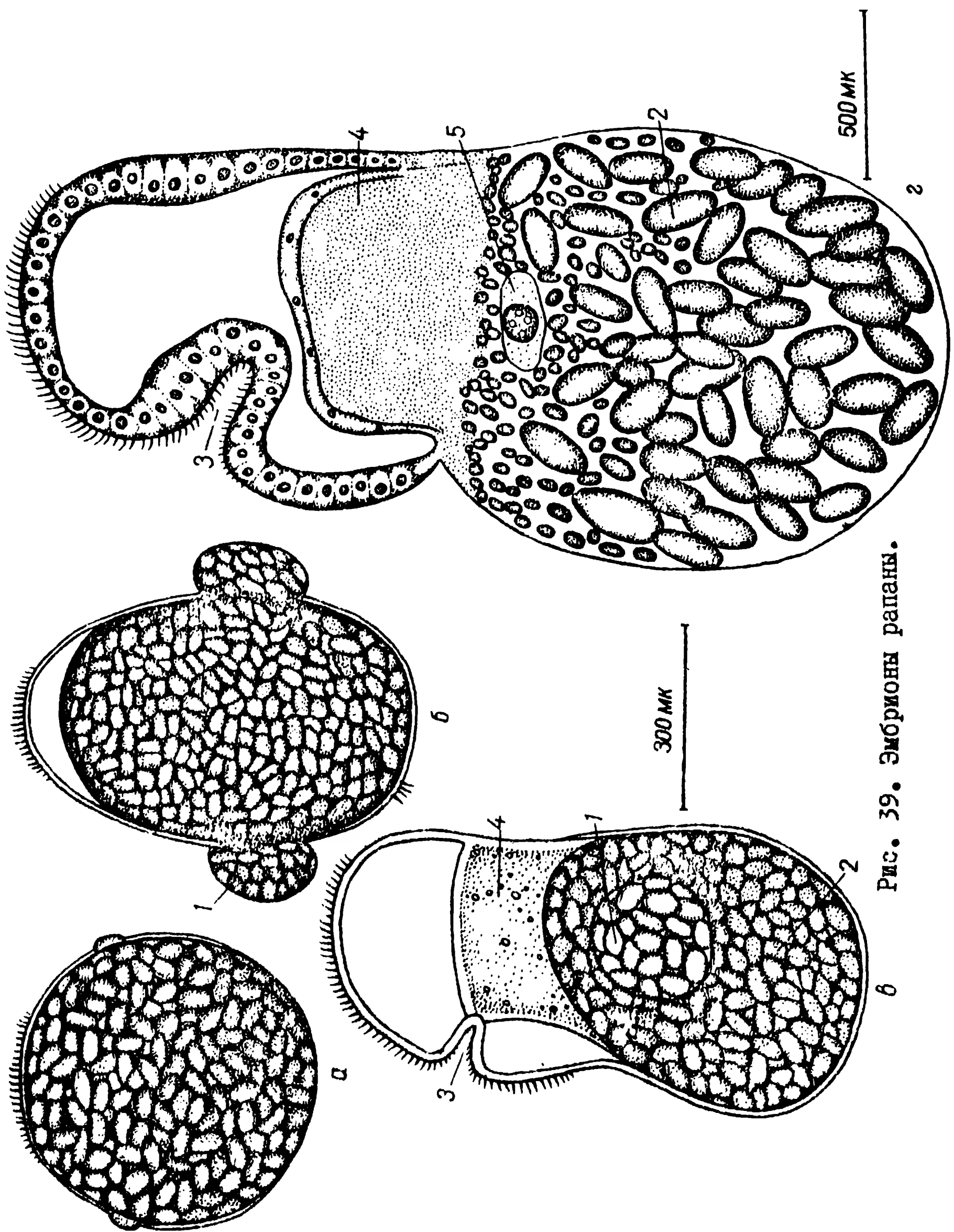


Рис. 39. Эмбрионы рапаны.

На некоторых гистологических препаратах эмбрионов можно наблюдать разрыв оболочки ядра со стороны кишечной полости и выход из ядра каких-то веществ. На седьмой-восьмой день передний конец эмбриона вздувается и образуется головной провизорный пузырь. На нижнем конце эмбриона возникает раковинная железа и зачаток раковинки. Через 10 дней после начала развития по бокам головного провизорного пузыря эмбриона дифференцируются зачатки двух лопастей вельюма, покрытые ресничками, и зачаток ноги. В это же время появляется анальная почка. Через 15 дней личинка имеет уже коричневую раковинку и ногу с крышечкой, вельюм (в виде двух небольших лопастей), у нее хорошо видны перикардий и личиночное сердце, пищевод, желудок, кишка и пищеварительная железа /рис. 40/.

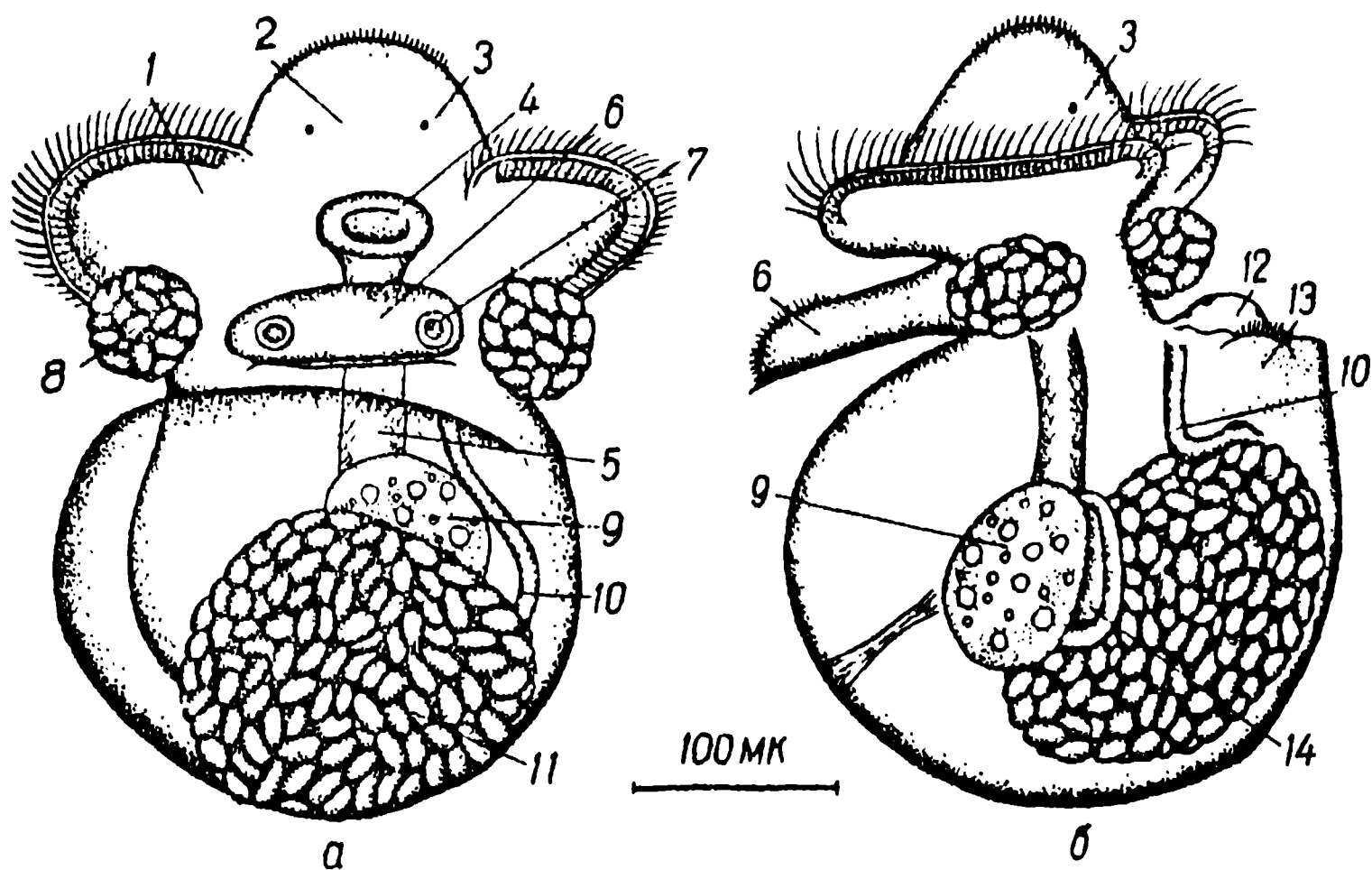


Рис. 40. Личинка рапаны в возрасте 15 дней:

а - вид спереди, б - вид сбоку; 1 - вельюм, 2 - головная лопасть, 3 - глаз, 4 - ротовое отверстие, 5 - пищевод, 6 - нога, 7 - отолиты, 8 - боковые желточные выросты. 9 - пищеварительная железа, 10 - кишка, 11 - желток, 12 - личиночное сердце, 13 - анальная почка, 14 - желудок.

У шестидневных эмбрионов рапаны наблюдается образование своеобразных боковых желточных выростов - это маленькие бугорки, быстро разрастающиеся и заполняющиеся желточными гранулами. В виде больших круглых образований боковые желточные выросты сохраняются довольно длительное время у формирующихся личинок (рис. 39,40).

Через месяц после откладывания рапанами яиц из коконов выходят личинки-велигеры. Они имеют светло-коричневую раковину в $I\frac{1}{4}$ оборота с мелкими темными бугорками и двулопастный бесцветный велум / рис.41/.

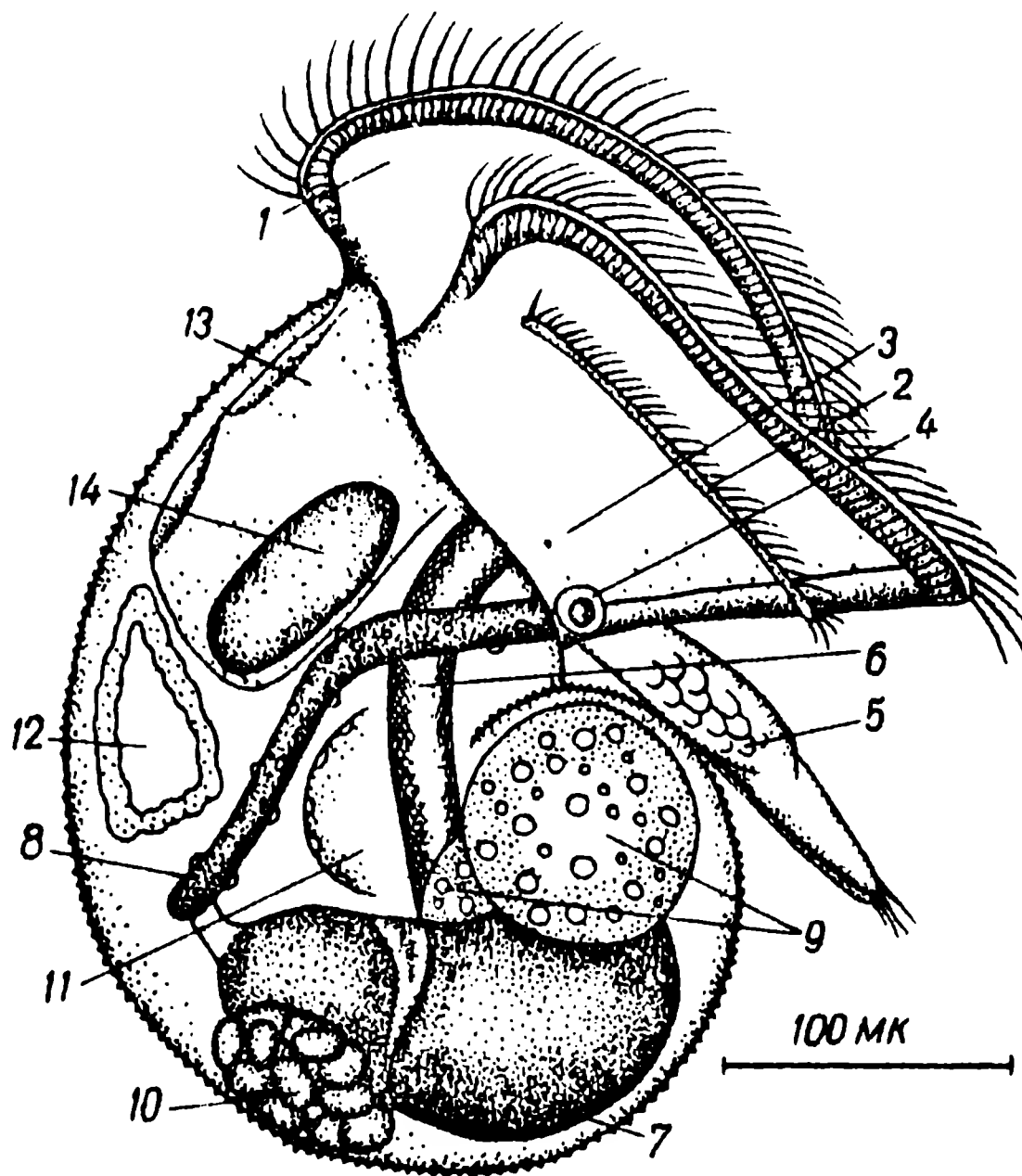


Рис. 41. Личинка рапаны перед выходом из кокона:

1 - велум, 2 - субвелум, 3 - глаз, 4 - отоли-
ты, 5 - нога, 6 - пищевод, 7 - желудок, 8 - кишка, 9 - доли
пищеварительной железы, 10 - желток, 11 - личиночное сердце,
12 - дефинитивная почка, 13 - мантийная полость, 14 - аналь-
ная почка.

Личинки рапаны продолжительное время живут в планктоне. В планктонных ловах встречаются личинки размером от 400 до 900 мк. За период пелагического существования количество оборотов раковинки у них увеличивается до $2\frac{1}{2}$, нижний конец раковинки вытягивается в сифональный вырост, велум становится четырехлопастным, с четырьмя длинными узкими бесцветными лопастями/рис. 42/.

Велум личинки рапаны образован двумя слоями маленьких плоских клеток, между которыми находится полость, заполненная жидкостью. По краю велума идет ряд больших клеток с длинными ресничками. Немного ниже, по наружной стороне велума, имеется утолщение, несущее второй ряд ресничек, более коротких, чем первый ряд — субвелум. Между первым и вторым рядами ресничек вокруг всего велума идет борозда; она подходит к ротовому отверстию. У живых личинок в велуме видны отдельные нервные волокна, направляющиеся от основания к большим клеткам по краю велума.

Нога личинки имеет треугольную форму, на конце она заострена и несет пучок ресничек. Поверхность ее выстлана эпителием высотой 12–14 мк с большим количеством овальных мукусных клеток. Между верхними концами мукусных клеток лежат маленькие треугольные ресничные клетки. Вдоль ноги проходит борозда, заканчивающаяся у ротового отверстия и выстланная клетками с длинными ресничками. На конце ноги лежит круглое отверстие довольно широкого протока pedalной железы; последний выстлан ресничными эпителиальными клетками высотой 4 мк. По бокам протока в соединительной ткани лежат железистые клетки обычно вытянутой формы, размером 12–14 мк, с круглым ядром в 4 мк. Цитоплазма железистых клеток заполнена мелкими гранулами, окрашивающимися анилиновым синим. Дальше от устья проток раздваивается и образует две расположенные рядом железистые трубки, тянущиеся почти до самого основания ноги; стенки трубок выстланы железистыми клетками, высотой 12 мк, которые слегка окрашиваются анилиновым синим и напоминают мукусные клетки подошвы ноги, часто железистые клетки так разрастаются, что полость трубок не видна.

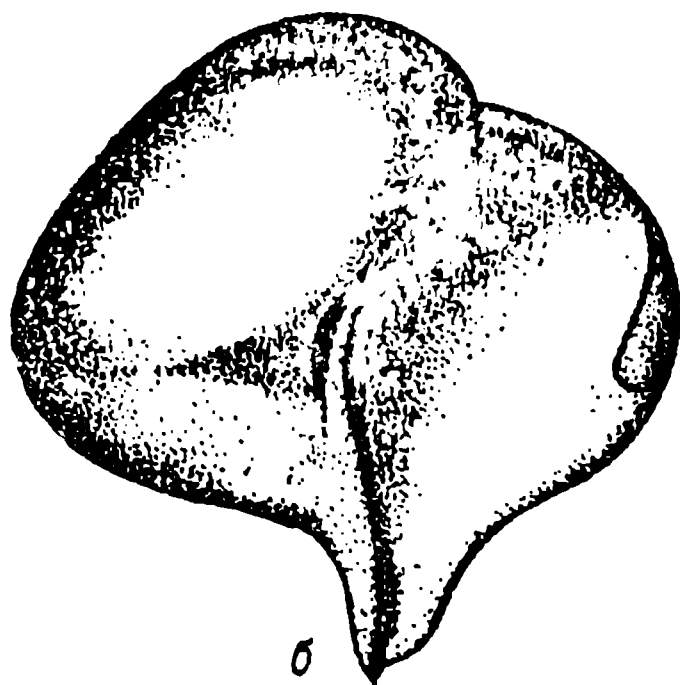
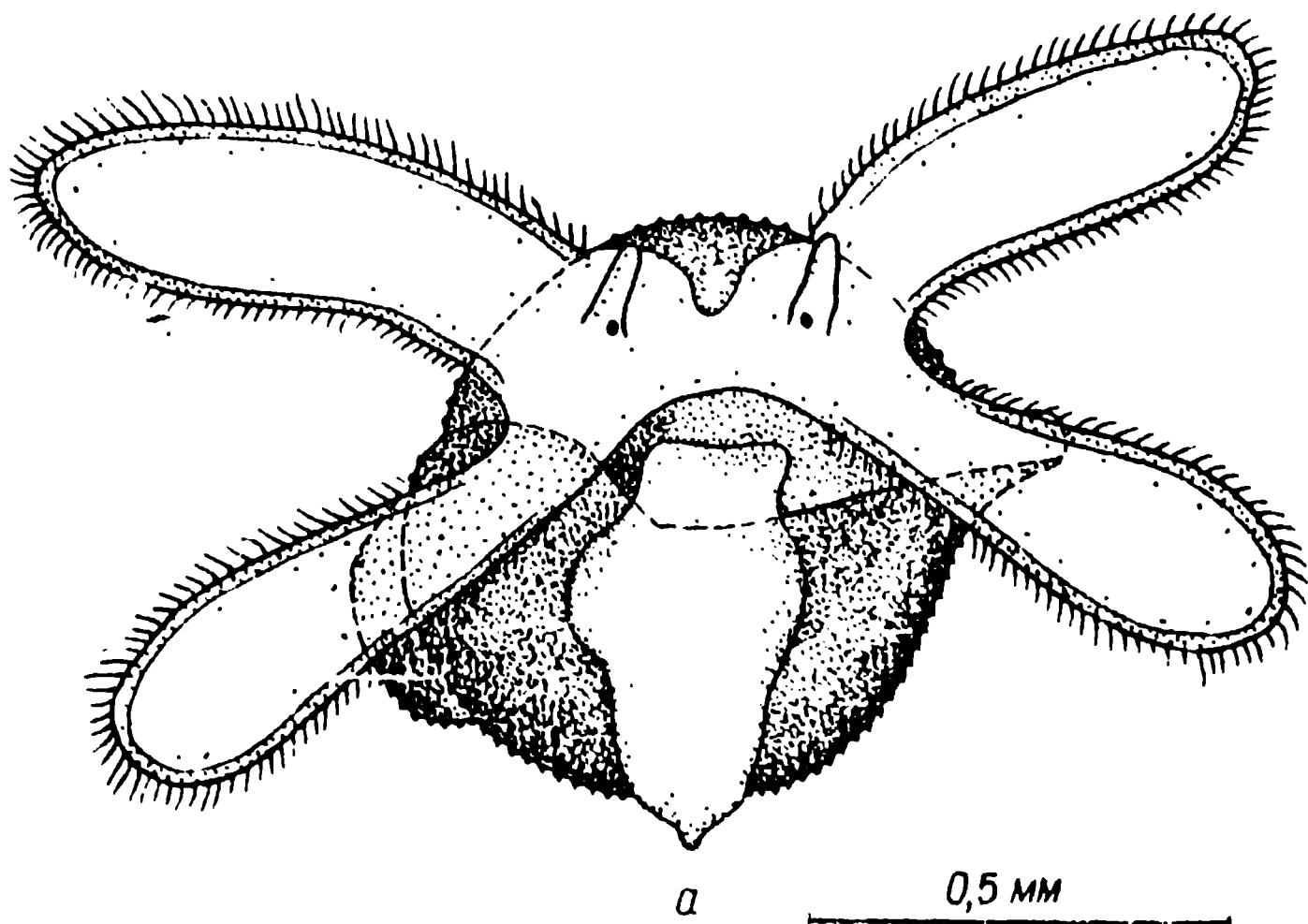


Рис. 42. Поздняя планктонная личинка рапаны:
а — личинка, вид со стороны устья, б — раковинка.

У молодой личинки рапаны, готовой к выходу из яйцевой капсулы, имеется довольно большая мантийная полость. Мантия состоит из двух слоев клеток — светлого наружного, наиболее толстого у края мантии, где высота клеток достигает 10–12 мк, и внутрен-

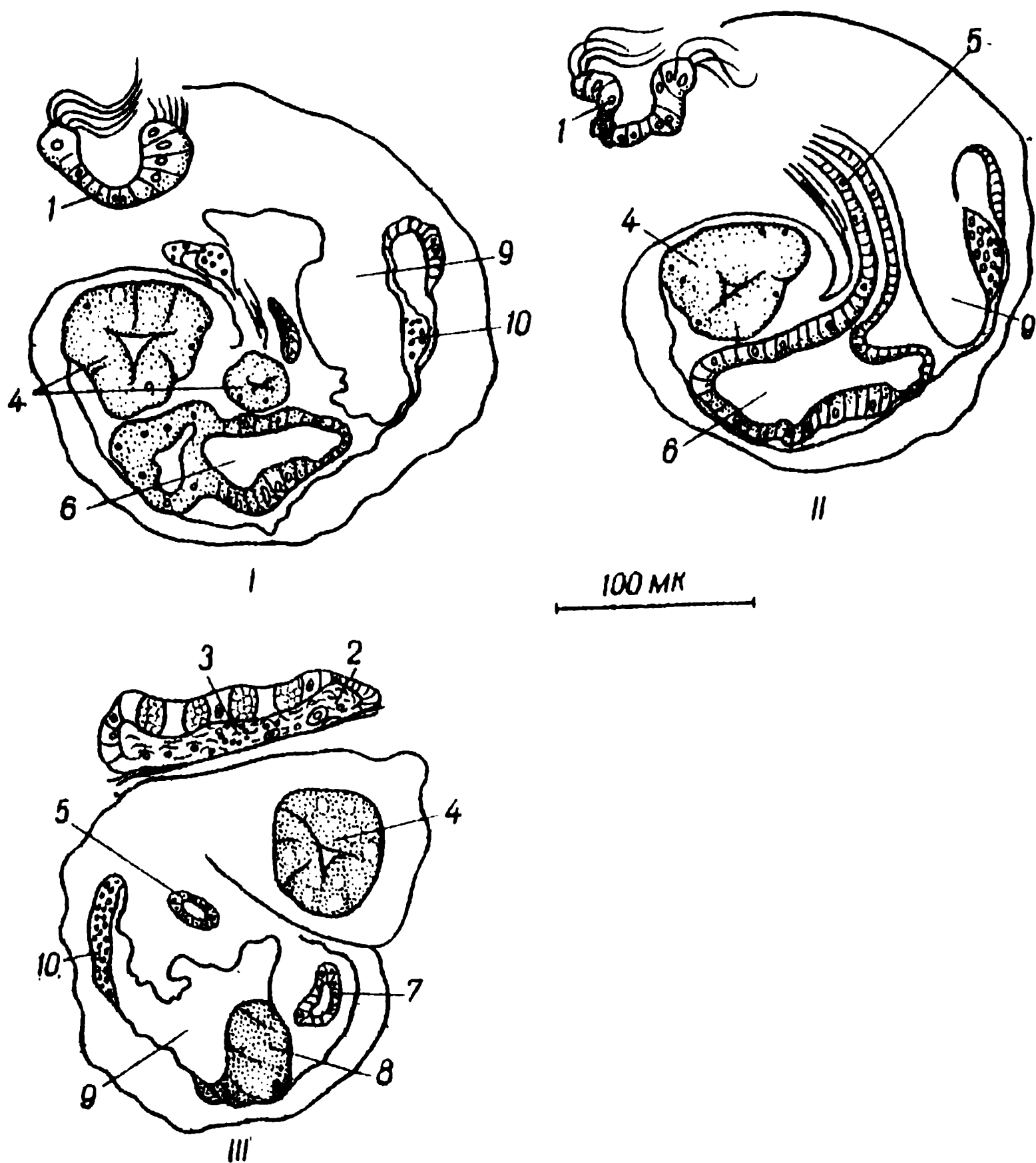


Рис. 43. Гистологические срезы (I, II, III) личинки рапаны перед выходом ее из кокона:

I - велум, 2 - нога, 3 - проток педальной железы, 4 - доли пищеварительной железы, 5 - пищевод, 6 - желудок, 7 - кишка, 8 - анальная почка, 9 - мантийная полость, 10 - оофрадиальный валик.

него, состоящего из очень маленьких клеток, заполненных черным пигментом. Между этими слоями заметна небольшая полость.

Вдоль правого края мантийной полости проходит кишка. Левее от кишки на потолке мантийной полости располагается большой зеленоватого цвета овальный орган, образованный большими клетками внутреннего слоя мантии и представляющий почку накопления личинки - анальную почку. Высота клеток анальной почки 36 мк, небольшое овальное ядро лежит у базального конца клетки; цитоплазма заполнена мелкими гранулами, витально окрашивающимися нейтральротом в малиновый цвет, что указывает на их кислую природу. На гистологических препаратах гранулы обычно окрашиваются слабо. Между вершинами больших клеток лежат маленькие клетки, заполненные черным пигментом. Слева от анальной почки на потолке мантийной полости проходит валик, состоящий из плотного скопления клеток - зачаток осфрадия.

Вышедшая из кокона личинка рапаны имеет хорошо сформированную пищеварительную систему: пищевод, желудок, печень и кишку. Желток сохраняется в течение недели после выхода личинки из кокона в виде небольшой массы, лежащей около желудка. Пищеварительный тракт личинки начинается треугольным ротовым отверстием размером 70-75 мк, которое ведет в пищевод. Два боковых угла рта переходят в борозду между двумя рядами ресничек вельюма, третий угол ведет к ресничной борозде ноги.

Пищевод молодой личинки рапаны - довольно толстая прямая трубка диаметром 45 мк - выстлан невысокими ресничными клетками, высотой 10 мк, заполненными мелкими гранулами черного пигмента; округлое ядро занимает большую часть клетки /рис. 44/.

Желудок личинки состоит из двух отделов и имеет вид темного объемистого мешка; более темный и широкий передний отдел отделен от более светлого и узкого заднего отдела небольшой перетяжкой. В среднюю часть переднего отдела впадает пищевод, рядом с устьем пищевода лежат отверстия двух долей пищеварительной железы. Задний отдел желудка постепенно сужается и переходит в кишку. Полость желудка выстлана эпителием, высота которого не везде одинакова; имеются утолщения до 20 мк, в

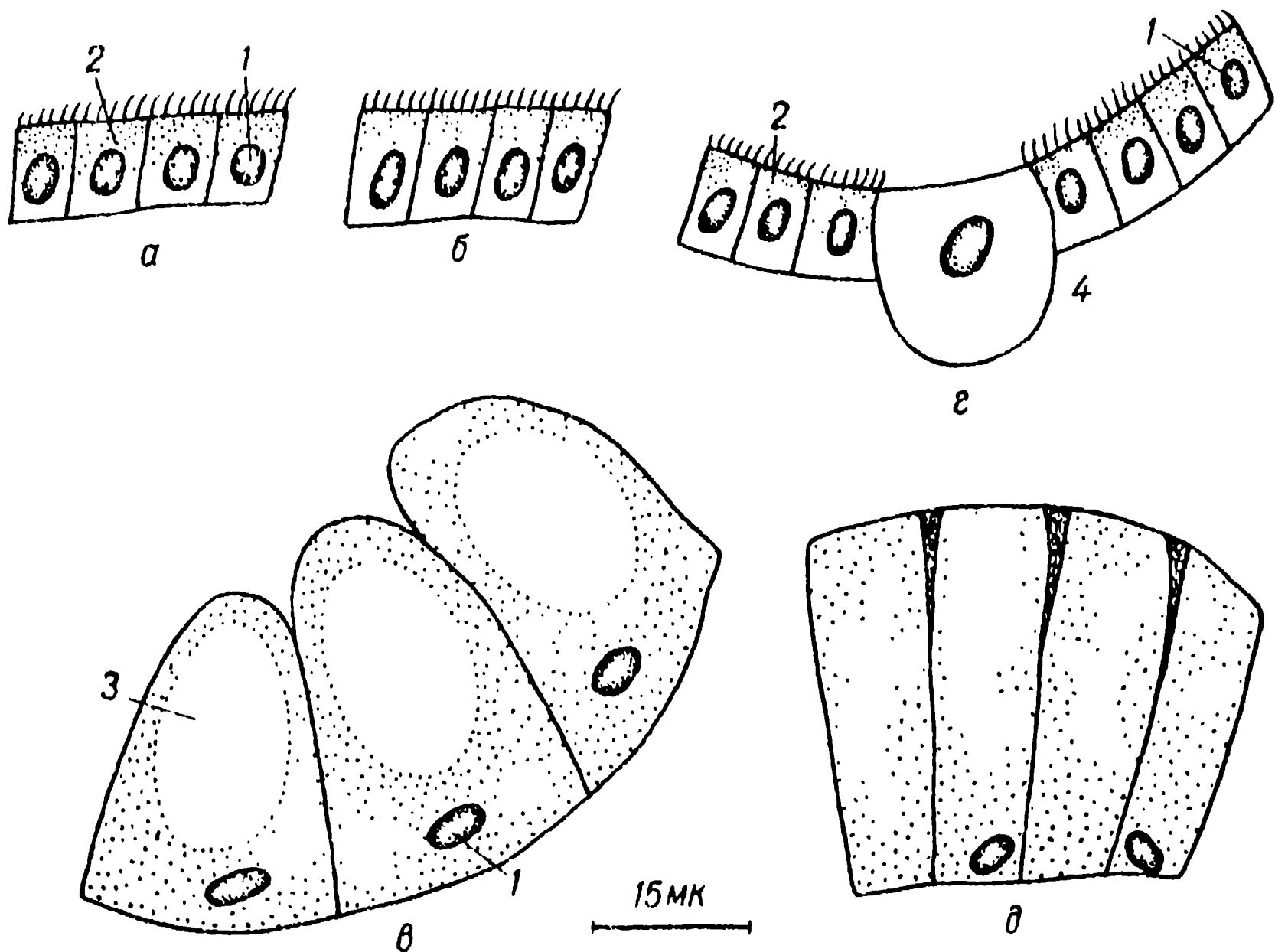


Рис. 44. Гистологическое строение клеток личинки перед выходом ее из кокона:

а — эпителий пищевода, б — эпителий желудка, в — эпителий пищеварительной железы, г — эпителий кишки, д — анальная почка; 1 — ядра, 2 — пигментные гранулы, 3 — вакуоли, 4 — большие светлые клетки кишки.

задней части желудка высота эпителия составляет всего 3–4 мк. Верхний край эпителия несет довольно широкую бороздчатую каемку, большинство эпителиальных клеток желудка снабжено длинными ресничками. Круглое ядро лежит в центре или в нижней части эпителиальной клетки, цитоплазма ее заполнена черными пигментными гранулами.

Пищеварительная железа у личинки состоит из двух долей — большой и маленькой. Внутри каждой доли имеется полость, выстланная одним слоем клеток и сообщающаяся довольно широким отверстием с полостью желудка. Клетки пищеварительной железы имеют треугольную или неправильную форму, величина их 24–30 мк. Светлая цитоплазма клеток содержит одну большую вакуолю, даю-

щую гистологические реакции на жиры. Небольшое (5-6 мк) овальное ядро, прижимается жировой вакуолью к базальному концу клетки. Кишка у личинки от желудка идет назад, на некотором расстоянии резко поворачивает вверх, далее, в мантийной полости, она имеет вид прямой трубы. Эпителий кишки состоит из таких же невысоких, заполненных черными гранулами ресничных клеток, как и эпителий пищевода и желудка. Среди обычных темных эпителиальных клеток встречаются и большие светлые клетки. Они выделяются на наружной поверхности темной кишки в виде светлых бугорков. Высота больших светлых клеток достигает 16 мк, внутренний край их находится на уровне поверхности кишечного эпителия. Большие клетки имеют гомогенную светлую цитоплазму и большое овальное ядро, расположенное в центре клетки.

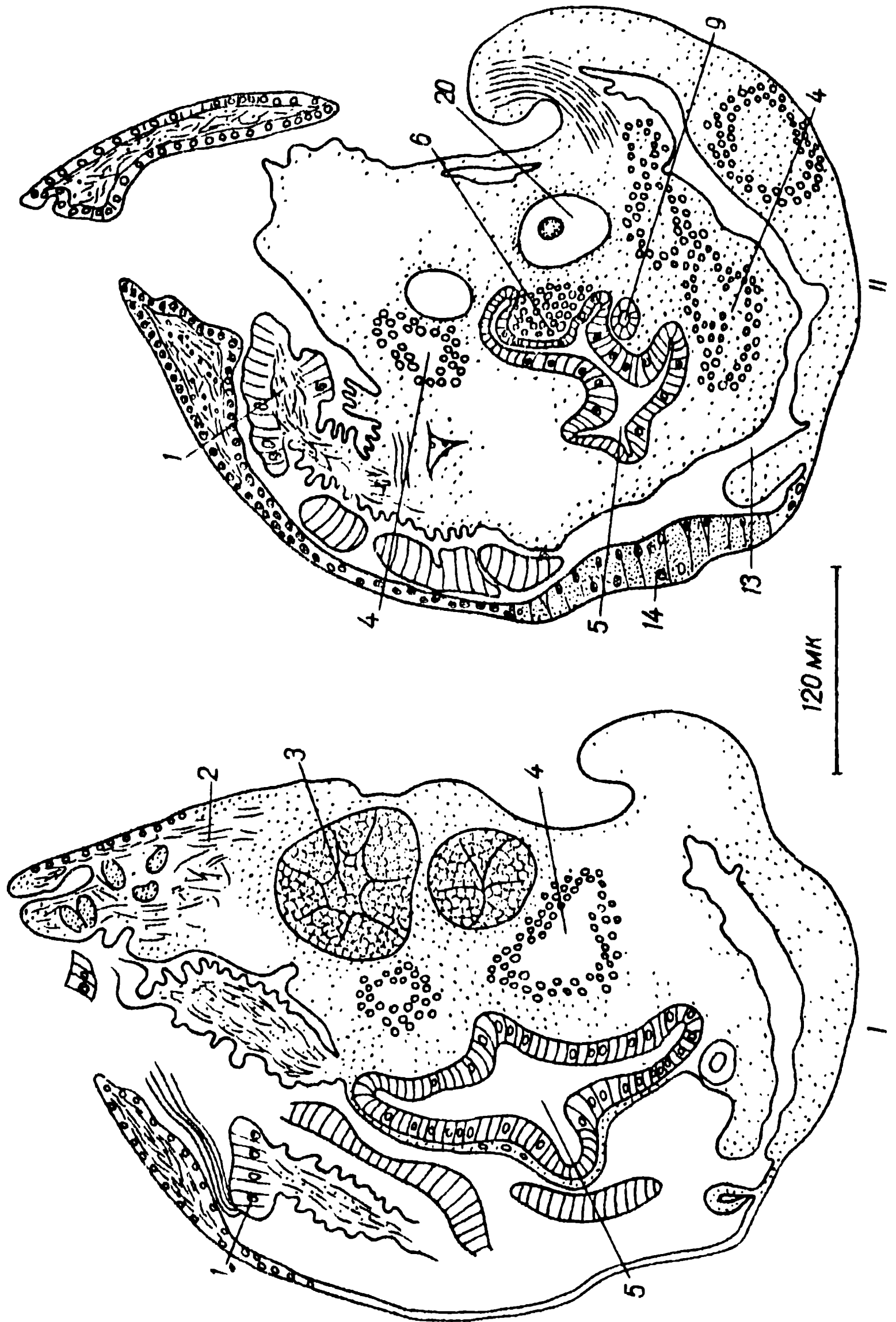
За мантийной полостью располагается толстостенный светлый пузырек треугольной формы - дефинитивная почка. В верхнем углу клетки стенки пузырька образуют плотное скопление. Почка периодически медленно сокращается. Рядом с почкой, между кишкой и пищеводом, в виде тонкостенного полукруглого органа лежит личиночное сердце, оно очень часто сокращается.

Органы чувств личинки рапаны, вышедшей из кокона, представлены двумя глазами, двумя статоцистами и одним (правым) щупальцем. Глаза имеют прозрачную круглую линзу, на которой снизу в виде полумесяца сидит колпачок черного пигмента. Статоцисты - круглые пузырьки, выстланные очень мелкими клетками, содержат по одному большому круглому статоцисту.

За период пелагического существования личинки рапаны увеличиваются в размерах и подвергаются частично метаморфозу. У поздней личинки на потолке мантийной полости развиваются гипобранхиальная железа, ктенидий и осфрадий /рис.45/.

Гипобранхиальная железа поздней личинки состоит из трех отделов, различающихся гистологически /рис.46/. Средний отдел - высокие (25-30 мк) светлые клетки с очень мелкими гранулами

На рис. 45: 1 - велум, 2 - нога, 3 - педалная железа, 4 - ганглии, 5 - пищевод, 6 - радула, 7 - желудок, 8 - карман желудка, 9 - проток слюнной железы, 10 - трубка радулярного мешка, 11 - кишка, 12 - пищеварительная железа, 13 - мантийная полость, 14 - гипобранхиальная железа, 15 - ктенидий, 16 - осфрадий, 17 - почка, 18 - сердце, 19 - кольчатый мускул, 20 - статоцит.



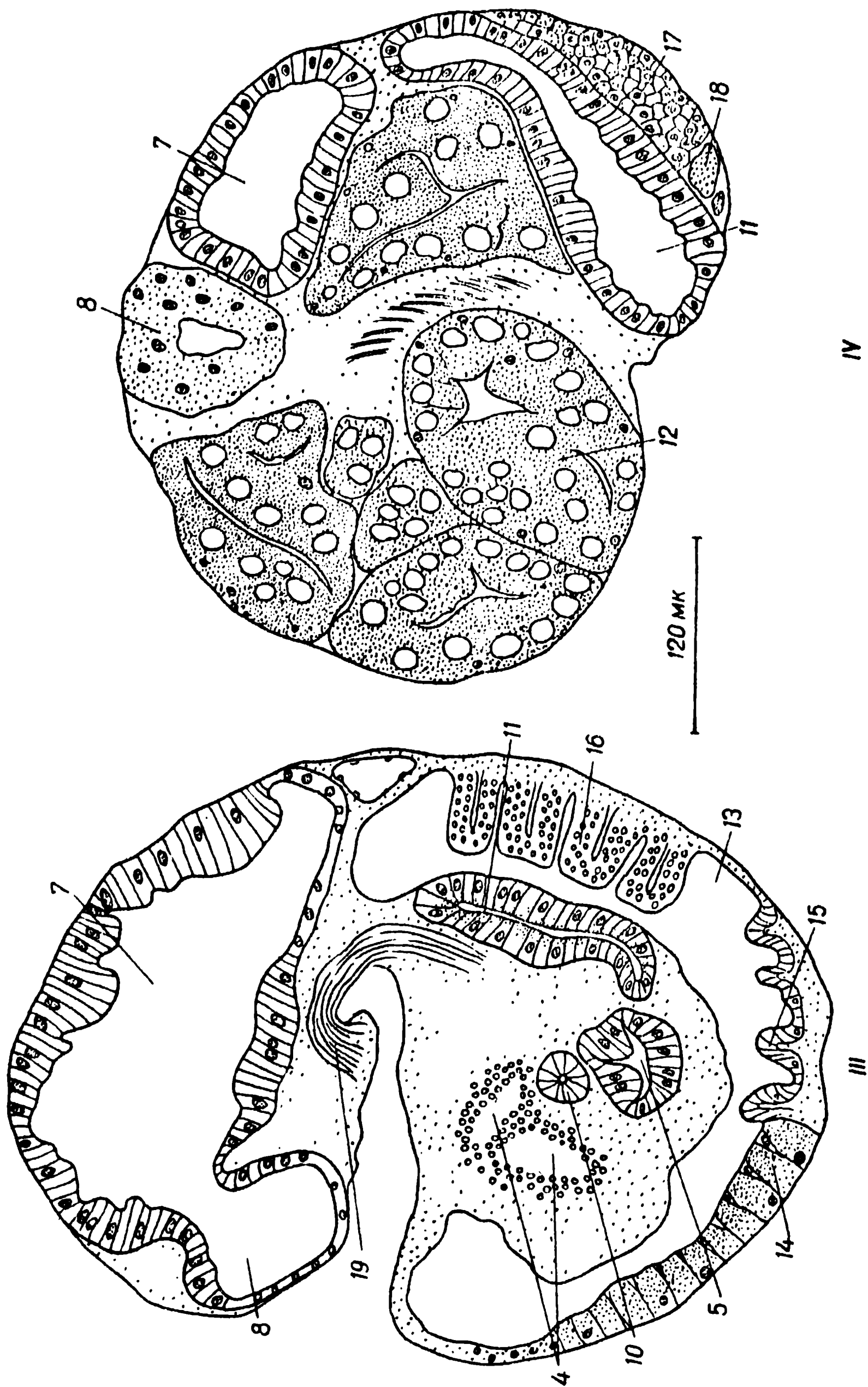


Рис. 45. Серия срезов (I-IV) поздней планктонной личинки рапаны перед оседанием.

и круглым ядром, диаметром 6 мк, которое лежит в базальной части клеток. Между железистыми клетками располагаются маленькие треугольные клетки с овально-удлиненным ядром, заполненные черным пигментом. Средний отдел гипобранхиальной железы поздней личинки рапаны по местоположению и структуре клеток напоминает анальную почку ранней личинки только размер гранул гипобранхиальной железы меньше, чем размер гранул анальной почки и они, по-видимому, имеют другую природу.

Боковые отделы гипобранхиальной железы поздней личинки состоят из таких же по высоте, как и в среднем отделе, железистых клеток, но с мелкими гранулами, которые интенсивно окрашиваются анилиновым синим по Маллори. Между вершинами железистых клеток лежат маленькие треугольные клетки, лишенные черного пигмента. Кроме этих клеток в боковых отделах и реже в среднем отделе гипобранхиальной железы встречаются большие клетки, заполненные большими неправильной формы гранулами, которые интенсивно окрашиваются оранжем *В*.

Ктенидий состоит из ряда маленьких треугольных пластинок, выстланных кубическими ресничными клетками с большим ядром, осярадий — из довольно толстых, почти квадратных пластинок, которые в свою очередь состоят из многочисленных, тесно расположенных мелких клеток.

У поздних личинок нога увеличивается; высота эпителия подошвы достигает 26–28 мк. Педальная железа сохраняет такое же строение, как у ранней личинки, но тоже увеличивается: высота эпителиальных клеток протока ее 6 мк, а железистых клеток 20–24 мк.

За период пелагического существования личинки некоторые изменения претерпевает пищеварительная система. В переднем отделе пищевода дифференцируется глотка, сплюснутая в дорсо-вентральном направлении и имеющая две борозды: верхнюю, идущую по середине дорсальной стенки, и более глубокую нижнюю. В верхней борозде на некотором расстоянии от ротового отверстия образуется небольшой валик, а в нижней борозде большой, на котором дифференцируется радулярная пластинка.

В заднем конце глотки радулярная пластинка вместе с нижним валиком отделяется от полости глотки, а позади ее идет внутри трубкообразного слепо заканчивающегося радулярного мешка.

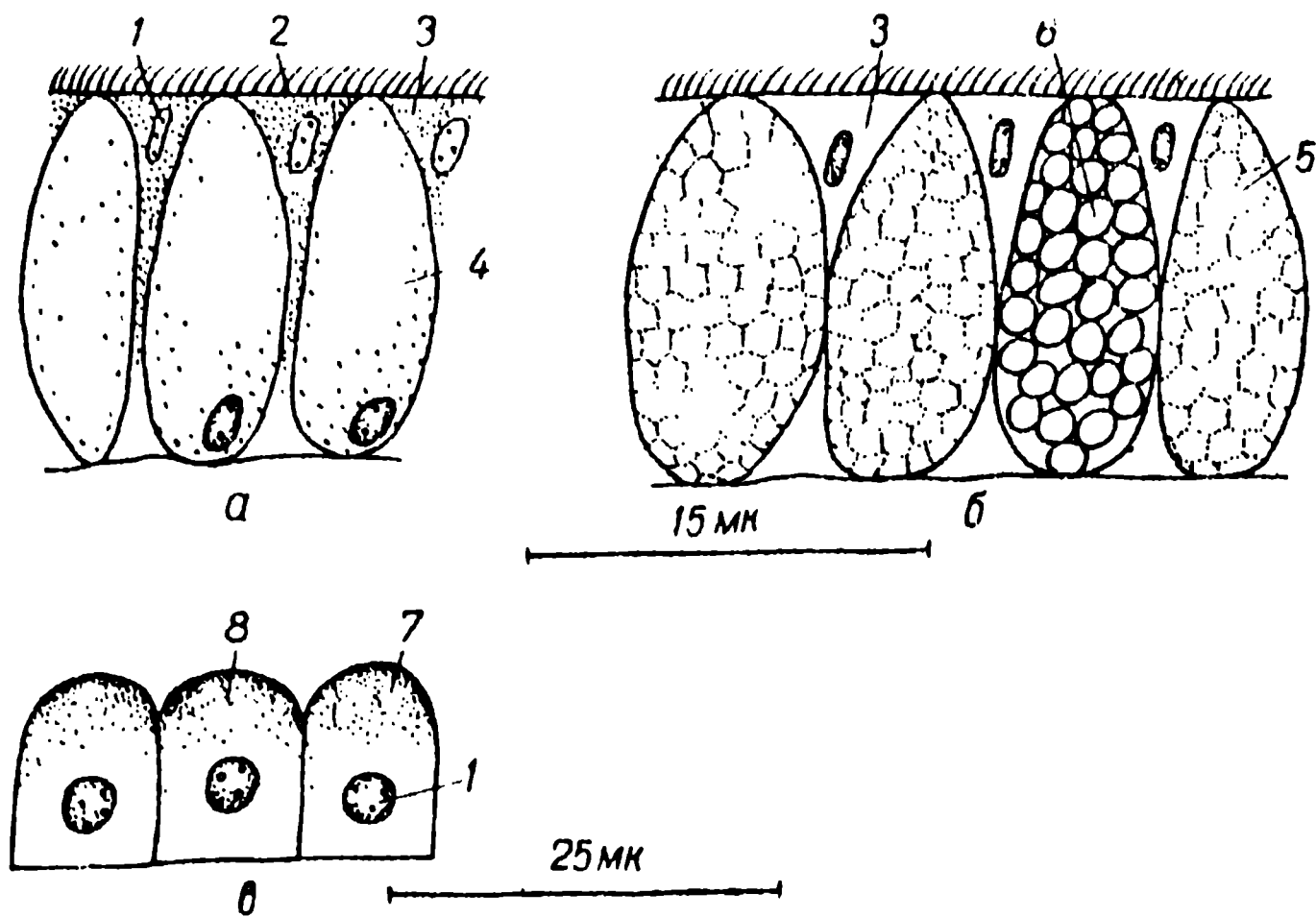


Рис. 46. Гистологическое строение поздней личинки рапаны:
 а - гипобранхиальная железа личинки, средний
 отдел, б - то же, слизистый отдел, в - дефинитивная почка;
 1 - ядра, 2 - пигментные гранулы, 3 - ресничные клетки, 4 -
 пурпурные клетки, 5 - мукусные клетки, 6 - гранулярные клетки,
 7 - вакуоли, 8 - экскреторные гранулы.

Глотка выстлана цилиндрическими клетками с большим овальным ядром и тонкой кутикулой. Радулярный валик окружен толстым слоем мышечных волокон; радулярный мешок выстлан цилиндрическими клетками высотой 10-14 мк, содержимое которых окрашивается оранжем G .

Пищевод поздней личинки рапаны ниже кольца нервных ганглиев поворачивает и в виде прямой трубки впадает в желудок. Пищевод выстлан цилиндрическими эпителиальными клетками, высотой 20-22 мк, заполненными черными пигментными гранулами. В небольшом количестве в эпителии пищевода встречаются бокаловидные мукусные клетки. В желудке поздней личинки сохраняется перегородка, разделяющая желудок на два отдела. Передняя часть желудка образует большой с тонкими стенками карман /рис.45/, сообщающийся с полостью желудка довольно узким отверстием.

Высота эпителия желудка варьирует; местами образуются утолщения до 40 мк, стенка заднего отдела желудка возле отверстия кишки достигает всего 3—4 мк. Эпителиальные клетки желудка содержат круглое ядро и большое количество черных пигментных гранул.

У поздней личинки рапаны пищеварительная железа разрастается и становится ветвистой. В клетках пищеварительной железы еще сохраняются большие жировые вакуоли, но уже начинают накапливаться и белковые гранулы.

Кишка у поздней личинки, как и у ранней, выстлана темно пигментированными клетками, во многих клетках видны светлые вакуоли. Рядом с задней частью кишки проходит маленький светлый проток, открывающийся у анального отверстия и представляющий, вероятно, зачаток анальной железы. Почка вытягивается вдоль переднего отдела кишки, в ее полости появляются складки, выстланные кубическими клетками, высотой 13 мк, с круглыми ядрами и цитоплазмой, заполненной маленькими вакуолями и гранулами. Рядом с почкой лежит перикардий, в котором находятся два плотных образования — зачатки желудочка и предсердия. Дефинитивное сердце у поздних личинок рапаны еще не функционирует, у них сохраняется личиночное сердце.

Личинки рапаны перед оседанием начинают ползать по дну, иногда они всплывают и опять опускаются на дно. Наконец личинки теряют велюм и полностью переходят к донному образу жизни. Теперь они начинают быстро расти. Раковина становится более толстой, и на ней образуются продольные ребра. Содержащиеся в лабораторных условиях молодые рапаны после оседания за 14 дней выросли с 1 мм до 1,5 мм, а за последующие 6 дней — до 2 мм. Сразу же после оседания они начинают вести хищный образ жизни и поедать молодь пластинчатожаберных моллюсков, при этом просверливают в раковинах жертвы круглые отверстия. Переход к хищному образу жизни становится возможным благодаря развитию у личинки глотки и радулярного аппарата.

После оседания личинки происходит дальнейшая дифференциация пищеварительного тракта — формируется хобот, орган Лейбейна, лейбейновская железа, слюнные железы. Исчезает личиночное сердце и начинает функционировать сердце дефинитивное.

Функциональный анализ развития рапаны

В сем. Muricidae наблюдаются различные типы развития. У *Nucella lapillus*, *Thais hyppocastaneum*, *Tropon truncatus*, *Urosalpinx cinerea* развитие прямое, без формирования пелагической личинки. В процессе развития *Murex trunculus*, *M. brandaris*, *M. virgineus*, *M. trapa*, *Thais bufo*, *T. tissoti*, *Rapana bulbosa*, *R. thomasi* наблюдается формирование пелагической личинки с различной продолжительностью жизни в планктоне.

У некоторых мурицид часть яиц в яйцевом коконе не развивается, они превращаются в питательные яйца, служащие для питания развивающихся эмбрионов. Формирование питательных яиц отмечено как у мурицид без пелагического развития (*Nucella lapillus*), так и у мурицид с пелагической личинкой (*Murex virgineus*, *M. trapa*). Формирование питательных яиц ведет к снижению плодовитости, увеличению периода эмбрионального развития и выпадению или сокращению пелагической стадии. У мурицид с прямым развитием, у которых питательных яиц нет, выпадение пелагической стадии приводит к резкому уменьшению количества откладываемых яиц и некоторому увеличению их размеров. Это обычно наблюдается у мелких мурицид (*Trochopora truncatus*, *Urosalpinx cinerea*). Может быть как раз уменьшение размеров мурицид является причиной уменьшения количества откладываемых яиц, что в свою очередь ведет к выпадению пелагической стадии, так как уменьшение плодовитости при наличии пелагической личинки привело бы к опасному для существования вида увеличению смертности.

У рапаны при ее крупных размерах количество откладываемых яиц велико (180 000, при этом отсутствуют питательные яйца), что приводит к выходу в планктон огромного количества личинок. Хотя длительное пелагическое существование ведет к некоторому уменьшению числа личинок в результате поедания их планктоноядными животными и гибели от действия различных неблагоприятных факторов, все же большое число личинок может превращаться в молодых рапан. Вероятно, этим и объясняется вспышка развития рапан в Черном море.

Характерной особенностью яиц у рапаны, как, по-видимому,

и у других мурицид, является присутствие в них пурпура. Пурпур локализуется в вегетативной части яйца, а затем в основной желточной массе и боковых желточных выростах, а это свидетельствует, очевидно, о том, что он не принимает участия в обменных процессах, непосредственно связанных с дроблением и дальнейшим развитием, а играет какую-то иную роль. Связанные с процессом дробления дыхательные ферменты цитохромоксидаза и пероксидаза локализуются в анимальной части яйца. Возможно, что наличие пурпура в поверхностном слое яйца обуславливается накоплением там яда, служащего для защиты яиц и эмбрионов от поедания. Здесь, вероятно, наблюдается такая же связь пурпура с ядом, как и в гипобранхиальной железе взрослой рапаны.

Основным источником питания развивающегося эмбриона рапаны служат желточные гранулы яйца. Клетки рано закладывающегося первичного кишечника очень малы и, вероятно, не участвуют в выработке пищеварительных ферментов, способных расщеплять крупные желточные гранулы. Эту функцию выполняет большое желточное ядро бластомера D. Желточное ядро было описано раньше у *Nassa mutabilis* (Hoffman, 1902) и *Fusus* (Portmann, 1955). Гоффман указывал на роль желточного ядра в выработке пищеварительных ферментов, участвующих в использовании желтка яйца.

В эмбриональном развитии *Prosobranchia* наблюдается формирование личиночных почек накопления, в которых происходит аккумуляция продуктов обмена и, таким образом, обезвреживание от них организма. Личиночные почки в виде пары выростов позади велюма встречаются у многих *Prosobranchia* (Salensky, 1872; Bobretzky, 1877; Brooks, 1878; Mc Murich, 1887); они возникают вследствие разрастания эктодермальных клеток. Особенно больших размеров личиночные почки достигают у моллюсков с длительным развитием внутри кокона (*Purpura*, *Buccinum*, *Fulgur*, *Urosalpinx*). У *Buccinum* Портманн (Portmann, 1930) наблюдал, как амёбоциты с экскреторными конкрециями подходят к личиночным почкам и проникают в них, либо заглатываясь почечными клетками, либо накапливаясь между ними. В периферической плазме личиночных почек некоторых моллюсков — *Burza* (Fioroni, 1966), *Tritonalia* (Franc, 1940, цит. по Fioroni, 1966) — содержатся желточные гранулы. Фиорони и Франк отмечают, что личиночные почки этих моллюсков играют некоторую роль в питании эмбрионов.

Несмотря на то, что эмбрионы рапаны длительное время развиваются внутри кокона, у них личиночные почки очень маленькие и лежат у основания больших выростов, заполненных желтком. Они представлены скоплением маленьких клеток, содержащих гранулы, которые интенсивно окрашиваются нейтрадьюротом. Боковые желточные выросты у эмбрионов и личинок сохраняются продолжительное время и, вероятно, служат источником питательного материала для верхней части эмбриона.

Недостаточное развитие у рапаны поствелярных личиночных почек, связанное, вероятно, с развитием боковых желточных выростов, компенсируется ранним появлением и большими размерами другой личиночной почки — анальной. Анальная почка описана у *Fulgur* (McMuri, 1877), *Fasciolaria* (Glaser, 1905), *Nucella* (Pelseneer, 1911) и *Tritonalia* (Franc, 1940). Изучение гистологического строения ранних и поздних личинок рапаны показывает, что клетки анальной почки ранней личинки позже превращаются в клетки среднего пурпурного отдела гипобранхиальной железы.

По выходу личинок рапаны из яйцевой капсулы у них начинает функционировать дефинитивная почка, достигающая к концу пелагической жизни личинки довольно больших размеров. Клетки дефинитивной почки выбрасывают наружу жидкие экскреты, содержащиеся в маленьких вакуолях, и твердые мелкие гранулы; иногда на препаратах видны отделившиеся верхние концы почечных клеток.

В теле личинок рапаны кислые и щелочные краски накапливаются дифференциально. Так, при помещении личинок в слабый раствор кармина и индигокармина, применявшихся А.О.Ковалевским и другими исследователями для выявления экскреторных органов, индигокармин диффузно накапливается в стенке всей дефинитивной почки и в клетках пищеварительной железы, а кармин в виде плотной кучки — в самой вершине почки.

Личинки рапаны, вышедшие из кокона, имеют небольшой запас желтка и первое время являются лецитотрофными или, скорее, им присуще смешанное питание: наряду с желточным питанием у них наблюдается способность заглатывать взвешенные частицы. Период смешанного питания продолжается 6–7 дней, после исчезновения желтка единственным источником пищи становятся планктон и детрит.

У планктотрофных личинок рапаны пищевые частицы загоняются в рот биением ресничек вельюма. Пищевые токи хорошо видны, если поместить личинку во взвесь кармина или туши. Биением больших ресничек, расположенных по краю вельюма, вода гонится прямо на вельюм. Пищевые частицы попадают в борозду между двумя рядами ресничек и по ней движутся к ротовому отверстию. Пищевые частицы направляются ко рту также и по ресничной борозде ноги.

Клетки пищеварительного тракта личинок рапаны заполнены черным пигментом, вероятно, меланином. Интересно отметить, что клетки пищеварительного тракта взрослой рапаны лишены черного пигмента.

Переваривание личинками водорослей происходит в полости желудка и пищеварительной железы. Вскоре после попадания в желудок личинки рапаны крупных диатомовых или перидиниевых водорослей видно, что их внутреннее содержимое под воздействием пищеварительных ферментов подвергается разложению и образуется бесформенная желто-коричневая масса. Кроме полостного пищеварения личинкам рапаны в значительной степени присуще внутриклеточное пищеварение. Если личинок поместить во взвесь туши, то частицы туши в большом количестве накапливаются в клетках пищеварительной железы.

Характерной особенностью клеток пищеварительной железы личинок рапаны является присутствие в них очень большой жировой вакуоли. Накопление запасных питательных веществ в виде жира служит, вероятно, приспособлением для уменьшения удельного веса пелагических личинок рапаны. В пищеварительной железе как молодых, так и взрослых рапан запасные питательные вещества откладываются в основном в виде белковых гранул. Таким образом, при переходе рапаны от планктонного образа жизни к донному происходит изменение характера обмена веществ, вместо жирового обмена начинает преобладать белковый обмен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хищный образ жизни определяет многие морфологические особенности мурцид. Одной из таких особенностей является выработка гипобрижелезой мурцид ядовитых веществ, служащих для парализации жертвы, и пурпура, образование которого, вероятно, связано с химическими превращениями ядовитых веществ.

Наиболее крупные мурициды мышечным усилием ноги приоткрывают створки раковины двустворчатых моллюсков и в щель вводят слизь и ядовитые вещества из гипобранхиальной железы; замыкательные мышцы моллюсков парализуются и створки раскрываются. Мурициды меньшей величины приспособились к просверливанию в раковинах жертв круглых отверстий, у некоторых из них на ноге появился особый орган, вызывающий размягчение раковины. У рапаны в течение развития особи происходит смена способа нападения на двустворчатых моллюсков: молодые рапаны способны просверливать в раковинах жертв маленькие отверстия, а взрослые рапаны раскрывают створки мышечной силой ноги.

Если у *Muricidae* яд вырабатывается в гипобранхиальной железе, то у представителей из близкого семейства *Russinidae* — в слюнных железах. Приспособление к хищничеству у этих двух семейств шло различными путями, и яд, служащий для умерщвления жертвы, начал вырабатываться в разных органах.

Некоторые особенности приобретает пищеварительная система *Muricidae*. У рапаны острые крепкие зубы радулы позволяют откусывать кусочки пищи. В мышцах радулярной пластинки появляется гемоглобин, что в значительной степени повышает их работоспособность. Большое развитие получают слюнные железы, секретирующие протеолитические ферменты, и развиваются дополнительные трубчатые слюнные железы.

Основная пищеварительная железа *Muricidae* — печень выполняет функции адсорбции пищи, секреции пищеварительных ферментов и накопления запасных питательных веществ. Экскреторная функция пищеварительной железы, играющая большую роль у нижестоящих *Prosobranchia*, у *Muricidae* в значительной степени подавляется. Она переходит, по-видимому, к лейблейновской железе, экскретирующей в значительной степени липофусцины. К экскреторной функции, возможно, имеет отношение и задний канал лейблейновской железы, заканчивающийся в полости почки ампулами. Лейблейновской железе присущи также функции адсорбции пищи, накопления резервных веществ и секреции пищеварительных ферментов. Последняя функция, по всей вероятности, в лейблейновской железе выражена слабее, чем в пищеварительной железе, и компенсируется развитием дополнительных железистых структур пищевода — железистых кластков органа Лейблейна, "малиновой железы".

В связи с хищническим образом жизни и необходимостью удалять из организма в большом количестве продукты азотистого обмена у рапаны большого развития достигают экскреторные органы — почка, нефридиальная железа, а также особая анальная железа. Расположение разветвленной сети анальной железы вблизи пурпурного отдела гипобранхиальной железы свидетельствует о том, что анальная железа служит для удаления продуктов обмена из гипобранхиальной железы, где происходит выработка яда.

Рапана обладает сложно дифференцированной половой системой. У самок паллиальный отдел яйцевода состоит из сложных железистых структур — белковой и капсульной железы, что связано с откладыванием кожистых коконов. Половая система самцов рапаны также высоко организована, в ее строении отсутствуют примитивные черты строения, встречающиеся у некоторых представителей *Muricidae*.

Вопрос о филогенетических взаимоотношениях моллюсков в пределах подотряда *Stenoglossa* еще не совсем ясен. Фреттер и Грэхэм (1962) считают, что наиболее примитивным является надсемейство *Muricasea*; в надсемействе *Buccinasea* происходит редукция структур пищевода — органа Лейбейна, лейбейновской железы. Однако возможно, что, как и выработка яда, развитие пищеварительной системы у этих надсемейств шло разными путями. Для выяснения филогенетических взаимоотношений в подотряде *Stenoglossa* требуются более широкие исследования различных систем органов у представителей *Buccinasea*, *Volutacea* и *Muricasea*.

ЛИТЕРАТУРА

А б а д ж и е в а В. Нов вид охлюв в Черном море. — Рыбно-стопанство, 3, 10, 1957.

Б е к л е м и ш е в К.В. Питание хищных литоральных беспозвоночных и их пищевые взаимоотношения с промысловыми рыбами и птицами. — Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 4, 1952.

Б о р о в я г и н В.Д., С а х а р о в Д.А. Субмикроскопическая морфология трофоспогния в ганглии голожаберного моллюска. — Журн. общ. биол., 26, 4, 1965.

В о р о н ц о в Е.А. Моллюск рапана на Крымском побережье. — Природа, 5, 1954.

В я з о в О.Е. Иммунология эмбриогенеза. Медгиз, 1962.

Г е р б и л ь с к и й Н.Л. Специфика и задачи экологической гистологии как одного из направлений гистологических исследований. - Арх.анат., гистол. и эмбр., 33, 2, 1956.

Г о л и к о в А.Н., С т а р о б о г а т о в Я.И. Какая рапана вселилась в Черное море? - Зоол.журн., 43, 9, 1964.

Д р а п к и н Е.И. Новый моллюск в Черном море. - Природа, 9, 1953.

Д р а п к и н Е.И. Новые данные по распространению рапаны (*Rapana bezoar* L.) - Бюлл.Московск.об-ва испыт. природы, отд. биол., 16, 6, 1963.

З а в а р з и н А.А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, вып. I, Медгиз, 1945.

З а к с И.Г. - Морские беспозвоночные Дальнего Востока. Дальгиз, Хабаровск, 1933.

З е р н о в С.А. К вопросу об изучении жизни в Черном море. - Зап. Акад. наук, 8, I, 1913.

И в а н с в А.В. Класс брюхоногих моллюсков (*Gastropoda*). Руководство по зоологии, 2, 1940.

И в а н о в А.В., П о л я н с к и й Ю.И., С т р е л - к о в А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных, 2, М., 1946.

И в а н о в А.И. Расширение ареала рапаны (*Rapana bezoar*) и проникновение ее в северо-западную часть Черного моря. - ДАН, 141, 4, 1961 а.

И в а н о в А.И. Некоторые данные о количественном распределении рапаны (*Rapana bezoar*) в восточной части Черного моря и Керченском проливе и об уменьшении ее размеров. - ДАН СССР, 141, 2, 1961 б.

К о с т ю ч е н к о Р.А., Н а в а р е н к о В.В. Рапана в Азовском море. - Природа, 12, 1960.

К у с а к и н О.Г. Явления нейросекреции у водных беспозвоночных. - В кн.: Нейросекреторные элементы и их значение в организме. "Наука", М.-Л., 1964.

Л а р ч е н к о К.И. Эколого-гистологическое исследование плодовитости лугового мотылька. - Зоол. журн., 19, 6, 1940.

Л а р ч е н к о К.И. Закономерности онтогенеза насекомых. - Тр. Зоол. ин-та, 23, 1956.

Л е в и н с о н Л.Б. Запасные питательные вещества нервных клеток некоторых беспозвоночных животных. - Бюлл. эксп. биол. и мед., 15, 1943.

М а н у х и н Б.Н., Б у з н и к о в Т.А. Серотонин в эмбриогенезе морских беспозвоночных. - Журн. общ. биол., 24, 1, 1963.

М а т в е е в а Т.А. Биология *Pyrgula lapillus* в районе Восточного Мурмана. - Тр. Мурман. биол. ст., 2, 1955.

М и х а й л о в а И.Г., П р а з д н и к о в Е.В. Воспалительные реакции у баренцевоморских мидий (*Mutilus edulis* L.). - Тр. Мурман. морск. биол. ин-та, 4/8/, 1962.

П и р с Э. Гистохимия, ИЛ, М., 1962.

Р а в и н А.И. Морские промысловые моллюски южного Приморья. - Изв. ТИИРО, 8, 1934.

С а х а р о в Д.А. Функциональная организация гигантских нейронов моллюсков. - Усп. совр. биол., 60, 3(6), 1965.

С т а р к И.Н. Сырьевая база и распределение устриц на Гудаутской банке. - Тр. АзЧерНИРО, 14, 1950.

Т е о д о р е с к у М., С т р у в е М.Е. Цитохимия нервных клеток подглоточных ганглиев виноградной улитки (*Helix pomatia*). - Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 2, 1962.

Ф е д о т о в Д.М. Прогнозы численности вредной черепашки. Изд-во АН СССР, М., 1954.

Ч у х ч и н В.Д., О педагогической личинке рапаны в Черном море. - ДАН, 117, 3, 1957.

Ч у х ч и н В.Д. Рост рапаны (*Carapax bezoar* L.) в Севастопольской бухте. - Тр. Севаст. биол. ст., 14, 1961а.

Ч у х ч и н В.Д. Рапана (*Carapax bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке. - Тр. Севаст. биол. ст., 14, 1961б.

A b b o t R.T. American seashells. N.Y., 1963.

A b o l i n s - K r o g i s A. The morphological and chemical characteristics of organic crystals in regenerating shell of *Helix pomatia*. - Acta zool. Stockh., 39, 1958.

A l l e n J.A. Ecology and functional morphology of mollusca. - Oceanogr. a. marine biol., 1, 1963.

A l p e r s F. Beitrag zur Kenntnis der Lebensweise von *Murex*. - Pubbl. Stat. Zool. Napoli, 13, 1934.

A n k e l W.L. Über die Bildung der Eikapsel bei *Nassa*-Arten. - Zool. Anz. Suppl., 4, 1929.

A n k e l W.E. Prosobranchia. - Tierwelt der Nord- und Ostsee, 9, 1936.

A n k e l W.E. Der feinere Bau des Kokons der Purpurschnecke *Nucella lapillus* (Z) und seine Bedeutung für das Laichleben. - Verhandl. Dtsch. Zool. Ges., 1937,

A n k e l W.E. Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. - Verhandl. Dtsch. Zool. Ges., 1938.

B e r h a r d F. Structure de la grande la mucus et le mécanisme de la formation du mucus chez les prosobranches. - Ann. Sci. nat. Zool. 7, 9, 1890.

B e v e l a n d e r G., B e n z e r P. Calcification in marine molluscs. - Biol. Bull., 94, 3, 1948.

B i n o t D. Histologie, histochimie, cytologie de quelques formations glandulaires du tégument d'*Oncidiella celtica* (Cuv.) (Gastéropode pulmoné). - Cahiers biol. marine, 6, 3, 1965.

B o b r e t z k y N.V. Studien über die embryonalen Entwicklung der Gastropoden. - Arch. f. micr. Anat., 13, 1877.

B o u c h i l l o u x S., R o c h e J. Sur la poupre de *Murex* et ses précurseurs. - Compt. rend. Soc. biol., 148, 1954.

B o u c h i l l o u x S., R o c h e J. Contribution à l'étude biochimique de la poupre de *Murex*. - Bull. Inst. Océanogr., 1054, 1955.

B r o o k s H.K. Preliminary observations upon the development of the marine Prosobranchiate gastropods. - Stud. Biol. Lab. John. Hopk. Univ., 5, 1878.

B r o w n A.C., B r o w n R.J. The fate of thorium dioxide injected in to the pedal sinus of *Bullia* (Gastropoda: Prosobranchia). - J. exp. Biol., 42, 1965.

B u d d e n b r o c k W. Vergleichende Physiologie, 1, Sinesphysiologie, Basel, 1952.

B u r k e n r o o d M. Notes on the Louisiana conch *Thais haemistomata* L. in its relation to the oyster *Ostrea virginica*. - Ecology, 12, 4, 1931.

G a i n A.J. The accumulation of carotinoids in the Golgi apparatus of neurones of *Helix*, *Planorbis*, *Limnaea*. - Quart. J. micr. Sci., 89, 4, 1947.

C a r r i k e r M . R . On the structure and function of the proboscis in common oyster drill *Urosalpinx cinerea* (Say)† J. Morph., 73, 1943.

C a r r i k e r M.R. Comparative functional morphology of the drilling mechanism in *Urosalpinx* and *Eupleura* (muricid gastropods). - Proc. XVth intern Congr. Zool. London, 1953.

C h a l a z o n i t i s N., A r v a n i t a k i A. Nouvelles recherches sur l'ultrastructure et l'organisation des neurones d'*Aplysia* (Grains pigmentes, cone d'origine, gliocytes)† Bull. Inst. Oceanogr., 61, 1963.

C h o u J.T. The cytoplasmic inclusions of the neurones of *Patella vulgata*. - Quart. J. micr. Sci., 98, 3, 1957 a.

C h o u J.T. The chemical composition of lipid globules in the neurones of *Helix aspersa*. - Quart. J. micr. Sci., 98, 1, 1957 o.

C o l e H.A. The american welk tingle *Urosalpinx cinerea* (Say.) on British oyster beds. - J. Mar. Biol. Ass., 25, 3, 1942.

C r o f t s D.R. *Haliotis*. L.M.B.C. Mémoires, 29, 1929.

C u é n o t L. Le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. - Arch. Zool. exp. et gen., 2^e sér., 9, 1891.

C u é n o t L. Sur le fonctionnement du rein des *Helix* Compt. rend. Acad. Sci., 119, 1894.

C u é n o t L. L'excretion chez les Mollusques. - Arch. biol., 16, 1899.

C u é n o t L. Les organes phagocytaires des Mollusques - Arch. Zool. exp. et gén., 54, 1914.

C u n n i n g h a m J.T. 1883. Note on the structure and relation of the kidney of *Aplysia*. - Mitt. Zool. Stat. Neapel, 4, 1883.

D a k i n W.J. *Buccinum*, L.M.B.C. Memoirs on typical British marine plants and animals, 20, 1912.

D r a c h P. Different types of growth of Prosobranchia. XIV Intern. Congr. of Zool. Copenhagen, 1953.

D u p o u y J. La teratogenèse germinale male des gastéropodes et ses rapports avec l'oogenèse atypique et la formation des oeufs nourriciers. - Arch. Zool. exp. et génér., 103, 2, 1964.

E r h a r d H. Studien über Nervenzellen. Allgemeine Grossenverhältnisse, Kern, Plasma und Glia. Neust einem Anhang: Das Glykogen in Nervensystem. - Arch. f. Zellforschung, 8, 3, 1912.

E r s p a r m e r V. Ricerche chimiche e farmacologiche sugli estratti di ghiandola ipobranchiale di Murex (Truncularia) trunculus L., Murex (Bolinus) brandaris L. - Tritonalia erinaceea L. Pubbl. Stat. Zool. Napoli, 20, 2, 1946.

E r s p a r m e r V., B e n a t i O. Identification of murexine as β [Imid-azoly-1-(4)]-acryl-choline. - Science, 117, 1953.

F ä n g e R. The salivary gland of Neptunea antiqua. - Ann. N.Y. Acad. Sci., 90, 1958.

F e d e r i g h i H. Studies on the oyster drill (Urosalpinx cinerea Say). - Bull. U.S. Bur. Fish., 48, 1931.

F e r r e r i E. La fosfonoesterasi alcalina e la D-L-alanil-glicina depeptidasi nell'intestino di Murex trunculus L. Ricerche biochemiche ed istochemiche. - Z. vergl. Physiol., 44, 3, 1961.

F e r r e r i E., D u c a t o L. Vergleichende biochemische und histochemische Untersuchungen über die lipolitische Tätigkeit des Darm Kanalepitheliums von Planorbis corneus L. und Murex trunculus L. - Z. Zellforsch. micr. Anat., 51, 1, 1959.

F i o r o n i P. Un nouveau cas de rotation des oeufs nutritifs chez un Gastéropode Prosobranché marine. - Vie et Milieu, Sér. A. Biologie marine, 17, 1, 1966.

F i s c h e r P.H. Sur la rôle de la glande purpurigène des Murex et des Pourpres. - Compt. rend. Acad. Sci., 180, 1925.

F i s c h e r P.H. Structure et évolution de l'épithélium de l'opercule chez Purpura lapillus L. - Bull. Soc. Zool. France, 65, 1940.

F i s c h e r - P i e t t e E. Rapana bezoar L. sur la côte turque de la Mer Noire. Istanbul univers. F. Fakult. Hydrobiol. Aractirma Enstitüsü Yayınları, Ser. B., 5, 1-2, 1960.

F r e t t e r V. The genital ducts of some British Stenoglossen prosobranchs. - Jour. mar. Biol. Ass., 25, 1, 1941.

F r e t t e r V. The pedal sucker and anal gland of some British Stenoglossa. - Proc. malac. Soc. London, 27, 1946.

F r e t t e r V. The structure and life history of some minute prosobranchs of rock pools; Skeneopsis planorbis (Fabricius), Omalogyra atomus (Philippi), Ris-

soella opalina(Jeffreys).- Journ.Mar. Biol.Ass.,27,3,1948.

F r e t t e r V. Observations on the life history and functional morphology of Cerithiopsis tubercularis (Montagu) and Trifora perversa (L.) - J. Mar. Biol. Ass., 29, 3, 1951.

F r e t t e r V., G r a h a m A. British prosobranch molluscs their functional anatomy and ecology. Ray Society. London, 1962.

G a b e M. Particularites histologiques des cellules neurosecretrices chez quelques gastéropodes Opisthobranches. - Compt. rend. Acad. Sci., 236, 22, 1953a.

G a b e M. Particularites morphologiques des cellules neurosecretrices chez quelques Prosobranches monotocardes. Compt. rend. Acad. Sci., 236, 1953 6, 323-325.

G a b e M. La neurosecretion chez les Invertébrés. Anebiol., 20, 1954.

G a b e M. La neurosecretion chez les mollusques et ses rapports avec la reproduction. - Arch. anat. micr. et morph. exper., 54, 1, 1965.

G a l t s o f f P.S. Sources of calcium for shell of Ostrea virginica. - Nature, 141, 3577, 1938.

G a l t s o f f P.S. The american oyster Crassostrea virginica Gmelin. - Fish. Bull. of the Fish and Wildlife Service, 64, 1964.

G e o r g W.C., V e r g u s s o n J.H. The blood of gastropod molluscs. - J. Morph., 86, 1950.

G o r f A. Untersuchungen über Neurosekretion bei der Sumpfdeckelschnecke Vivipara vivipara L. - Zool. Jb., Abt. allg. Zool. und physiol., 69, 3, 1961.

G o s t a n G. Aspects cycliques de la morphogenèse de la coquille de Rissoa parva da Costa (Gastéropode prosobranch) - Vie et Milieu, Sér. A. Biologie marine, 17, 1, 1966.

G r a h a m A. On the structure and function of the alimentary canal of the limpet. - Trans. Roy. Soc. Edinb., 57, 1932.

G u a r d a b a s s i A., P i a c e n z a M. Le manteau de l'Escargot Helix pomatia. Etude cytologique et histochemique. - Arch. Anat. micr. morph. exper., 47, 1, 1958.

H a n s t r ö m B. Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. - Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, 23, 1931.

H a r r i s o n F.M. Some excretory processes in the abalone *Haliotis rufescens*. - J. exp. Biol., 39, 2, 1962.

H e n t s c h e l J. Untersuchungen über den chemischen Sinn von *Nassa reticulata*. - Wiss. meeresuntersuch., Abt. Kiel, 21, 1932.

H i r a s e S. Eiablage von *Rapana thomasi* Crosse. - Arch. molluskenkunde, 60, 3-4, 1928.

H i r a s e S. A collection of Japanese shells with illustrations in natural colours, Tokyo, 1934.

H i r s c h G.C. Die Ernährungsbiologie Fleischfressender Gastropoden. - Zool. Jahrb. allg. Zool., 35, 1915.

H i r s c h G.C. Der Weg des resorbierten Eisens und des phagocytierten Hämoglobins bei *Murex trunculus* L. - Z. Vergl. Physiol., 2, 1924.

H o f f m a n R.W. Über die Ernährung der Embryonen von *Nassa mutabilis* Lam. - Zeitschr. wiss. Zool., 72, 1902.

H o l m g r e n E. Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. - Anat. Hefte, 15, 1, 1900.

J o d r e y J.H. Studies on shell formation. III. Measurements of calcium deposition in shell and calcium turnover in mantle tissue using the mantle-shell preparation and Ca^{45} . - Biol. Bull., 104, 1953.

J o d r e y L.H., W i l b u r K.M. Studies on shell formation. IV. The respiratory metabolism of the oyster mantle. - Biol. Bull., 108, 3, 1955.

J o o s s e J. Dorsal bodies and dorsal neurosecretory cells of the cerebral ganglia of *Lymnaea stagnalis* L. - Arch. Neerland. Zool., 17, 1, 1964.

K i r a T. Coloured illustrations of the shells of Japan, Osaka, 1959.

K o l l m a n n M. Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des invertébrés. - Ann. Sc. nat. Zool., Sér. 9, 8, 1908.

K r a u s e E. Untersuchungen über die Neurosekretion im Schlundring von *Helix pomatia* L. - Z. Zellforsch., 51, 6, 1960,

K ü t t l e r A. Die Anatomie von *Oliva peruviana* Lam. - Zool. Jb., Suppl. 13, 1913.

L a n e N. Neurosecretory cells in the optic tentacles of certain pulmonates. - Quart. J. micr. Sci., 103, 2, 1963.

L e b o u r M.V. The eggs and larvae of the British Prosobranchs. - J. Mar. Biol. Ass., 22, 1937.

L e b o u r M. The eggs and larvae of some Prosobranchs from Bermuda. - Proc. Zool. Soc., pt. 1Y, 114, 1945.

L e m c h e H. Neurosecretion and incretory glands in a tectibranch mollusc. - Experientia, 8, 1955.

L e t e l l i e r A. Recherches sur le mécanisme intime de la formation de la poupre chez le *Purpura lapillus*. - Arch. Zool. exp. gen., Sér. 4, 1, 1903.

L e v e r J. Some remarks on neurosecretory phenomena in *Ferrusia* sp. (Gastropoda, Pulmonata). - Kkl. nederl. Akad. wetensch. Proc., Ser. C, 60, 4, 1957.

L e v e r J. On the occurrence of a paired follicle gland in the lateral lobes of the cerebral ganglia of some Ancyliidae. - Kkl. nederl. Akad. wetensch. Proc., Ser. C, 61, 2, 1958.

L e v e r J., B o e r U., D u i v e n R., L a m m e n s J., W a t t e l J. Some observations on follicle glands in pulmonates. - Kkl. nederl. Akad. wetensch., Proc., Ser. C, 62, 2, 1959.

L i t t l e C. Osmotic and ionic regulation in the prosobranch gastropod molluscs *Viviparus viviparus* L. - J. expl. Biol., 43, 1965.

M a n i g a u l t P. Recherches sur le calcaire chez les mollusques. Phosphatase et précipitation calcique. Histochemie du calcium. - Ann. Inst. Océanogr., 18, 1939.

M a n s u r - B e k J. Über die proteolytischen Enzyme von *Murex anguliferus*. - Z. vergl. Physiol., 20, 1934.

M a r c i n A.W. Recent advances in knowledge of invertebrate renal function. Recent advances in invertebrate physiology. B. Scheer, ed., 1957.

M t o j a M. Signification fonctionnelle de la glande digestive (hepatopancréas) de *Nassa reticulata* L. (Mollusque, prosobranch). - Compt. rend. Acad. Sci., 252, 11, 1961.

M c m u r i c h J.F. Embriology of the Prosobranch gastropodes. - Biol. Lab. John. Hopk. Univ., 3, 1887.

M o o r e H. B. The biology of *Purpura lapillus*. III. Life history and relation to environmental factors. - J. Mar. Biol. Ass., 23, 1, 1938.

M o y n i e r de V i l l e p o i x R. Sur la répartition de la coquille chez *Helix aspersa*. - Bull. Soc. Zool. France, 30, 1892.

N a t a r a j a n A. V. Studies on the egg masses and larval development of some prosobranchs from the gulf of Mannar and the Palk bay. - Proc. Ind. Acad. Sci., B, 46, 3, 1957.

N a k a s i m a M. On the structure and function of the midgut gland of Mollusca with general consideration of the feeding habits and systematic relations. - Japan. J. Zool., 2, 4, 1956.

N o l t e A. Neurahamäl "Organe" bei Pulmonaten (Gastropoda). - Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog., 82, 2, 1965.

O r t o n J. K. The habits and economic importance of the rough Whelk=tingle (*Murex erinaceus*). - Nature, 120, 1927.

P e l s e n e e r P. Glandes pédieuses et coques ovigères des gastropodes. - Bull. Sci. France - Belgique, 44, 1910.

P e l s e n e e r P. Embriologie des gastropodes. - Mém. Acad. Roy. Belg., Cl. Sci., Ser. 2, 3, 1911.

P e l s e n e e r P. Essai d'ethologie zoologique d'après l'étude des mollusques. - Acad. Roy. Belg., Cl. Sci., 10, 1934.

P e r r i e r R. Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des gastropodes prosobranches. - Ann. Sc. nat., Zool (Ser. 7), 8, 1889.

Physiology of Mollusca (Ed. K. Wilbur., C. M. Y o n g), 1, 1964; 2, 1966, Academic Press, New York.

F o r t m a n n A. Der Einfluss der Nahrung auf die Larvenentwicklung von *Buccinum* und *Purpura*. - Zeitschr. Morph. Ökol., 3, 1925.

F o r t m a n n A. Die Larvennieren von *Buccinum undatum* L. - Zeitschr. Zellf. und micr. Anat., 10, 1930.

F o r t m a n n A. La métamorphose "arbitée" de *Fusus* (Gast. Prosobranches). - Rev. Suisse Zool., 62, Suppl., 1955.

P o t t s N. T. Excretion in the molluscs. - Biol. Rev., 42, 1, 1967.

P r y t e r c h H. F. The role of cooper in the setting, metamorphosis and distribution of the american oyster *Ostrea virginica*. - Ecolog. Monogr., 4, 1, 1934.

H a v e n Ch.P. Morphogenesis: the analysis of molluscan development. Pergamon Press, New York, 1958.

R e i n k e E. E. A preliminary account on the development of the apyrene spermatozoa of *Strombus* and of the nurse cells in *Littorina*. - Biol., Bull., 22, 1912.

R e n a u i t L. Observations sur la spermatogenèse d'*Ocenebra aciculata* Lmk. (Mollusque Prosobranchie). - Bull. mus. nat. hist. natur., 37, 2, 1965.

R o a f H.E. The situation in the mantle of *Purpura lapillus* of the cells, which yield a pressor substance. - Quart. J. p. Physiol., 4, 1911.

M o n k i n R. Cytological studies on mucus formation andcretion in *Busycyon*. - Biol. Bull., 102, 1952.

R o s e n b l u t h J. The visceral ganglion of *Aplysia californica*. - Z. Zellforsch., 60, 2, 1963.

R o t h H. Zur Kenntniss der Epithels und der Entwicklung r einzelligen Hautarüsen von *Helix pomatia*. - Zeitschr. wiss. ol., 135, 1929.

S a l e n s k y V.V. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte r prosobranchier. - Zeitschr. f. wiss. Zool., 22, 1872.

S a n c h e z S., **B o r d** C. Origine des cellules neurocretrices chez *Helix aspersa* Müll. Compt. rend. Acad. sci., 6, 1958.

S c h a r r e r S. Über das Hanstromische Organ & bei istobranchien. - Pubbl. Stat. Zool. Napoli, 15, 1935.

S h i = k u ê i W u , Comparative functional studies of e digestive system of the muricid gastropods *Drupa ricina* d *Modiola granulata*. - Malacologia, 3, 2, 1965.

S c h i t z V. Sur la spermatogenèse chez *Murex trunculus* L., *Aporrhais pes-pelecani* L., *Musulus* sp. et *Nassa reticulata* L. - Arch. Zool. exp. et gener., 59, 1920.

S i m p s o n L., **B e r n** H.A. **N i s h i o k a** H.S. Survey of evidence for neurosecretion in gastropod molluscs. - er. Zool., 6, 2, 1966.

S o w e r o y A.C. The naturalist in Manchuria, 4,5, lenstin, 1930.

T a r a o Sh. Microscopical study on the hypobranchial gland *Haliotis japonica* Reeve with a note on the restitution of e secretion. - J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. 6, 4, 1935.

T h o r s o n G. Studies on the egg-masses and larval development of Gastropoda from the Iranian gulf. - Danish Sci. Invest. in Iran, 2, 1940.

T h o r s o n G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. - Medd. Komm. Danm. Fish-og Havunders., Ser. Plankton, 4, 1946.

T o u r a i n e J. Les glandes pélicieuses des gastropodes Prosobranches Monotocardes. - Bull. Soc. Zool. France, 77, 1952.

T r y o n G.W. Manual of Conchology, 2, 1880.

T u r c h i n i J. Contribution a l'étude de l'histologie comparée de la cellule renale. L'excretion urinaire chez Mollusques. - Arch. morph. gen., 15-18, 1923.

T u z e t O. Recherches sur la spermatogenèse des Prosobranches. - Arch. Zool. expér. et gén., 70, 1930.

T u z e t O., S a n c h e z S., P a v a n s de C e c c a t t y M. Données histologiques sur l'organisation neuro-endocrine de quelques mollusques Gastropodes. - Compt. rend. Acad. Sci., 244, 24, 1957.

V i a l l i M. Sulle caratteristiche istochemiche della glandola della porpora in *Murex trunculus*. - Boll. Soc. Ital. Sper., 9, 1934.

V i c e n t e N. Particularités histologiques des cellules nerveuses et notamment des cellules neurosécrétrices chez *Haminaea navicula* (da Costa). (Mollusque Opisthobranchie). - Bull. Rec. Trav. St. Mar. Endoume, 25, 1962.

V o r v o h l G. Zur Funktion der Excretionsorgane von *Helix pomatia* L. und *Archachatona ventricosa* Gould. - Zeitschr. verg. Physiol., 45, 1, 1961.

W a g g e L.L. The activity of amoebocytes and of alkaline phosphatases during the regeneration of the shell in the snail *Helix aspersa*. - Quart. J. micr. Sci., 92, 1951.

W a u t i e r J. P a v a n s de C e c c a t t y M., R i c h a r d o t M. et B u i s s o n B. Histophysiologie des correlations neurohormonales lors du cycle sexuel de *Gundlachia* sp. - Bull. mens. Soc. Linneene, Lyon, 31, 3, 1962.

W r i g l e y A. Spiral sculpture and lip-denticulation of the Cymatiidae. - Proc. malac. Soc. London, 20, 1932.

W r i g l e y A. Spiral sculpture and colour marking of the Cassididae. -Proc. malac. Soc. London, 21, 1934.

W r i g l e y A. The colour patterns and sculpture of the molluscous shells. - Proc. malac. Soc. London, 27, 1948.

Y e n T.O. A review of chinese Gastropoda in the British Museum. - Proc. malac. Soc. London, 24, 1942.

Z i l l R. Die subepithelialen Hautdrüsen Landgebäuseschnecken. - Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 71, 1924.

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
<u>Введение . . .</u>	3
<u>Материал и методика .</u>	. . 5
<u>Краткие сведения по экологии рапаны .</u>	7
<u>Внешнее строение рапаны . . .</u>	. . 8
<u>Наружные покровы рапаны .</u>	. . 12
Гистология и гистохимия	. . 12
Функциональный анализ .	. . 22
<u>Пищеварительная система рапаны</u>	. . 32
Анатомия, гистология и гистохимия	. . 32
Функциональный анализ	. . 53
<u>Соединительная ткань, кровеносная и дыхательная системы рапаны</u>	. . 61
Анатомия, гистология и гистохимия .	. . 61
Функциональный анализ	. . 70
<u>Экскреторная система рапаны</u>	. . 72
Анатомия, гистология и гистохимия .	. . 72
Функциональный анализ	. . 76
<u>Мышечная система рапаны .</u>	. . 80
<u>Нервная система рапаны</u>	. . 81
Анатомия, гистология и гистохимия	. . 81
Функциональный анализ .	. . 84
<u>Органы чувств рапаны</u>	. . 86
<u>Половая система рапаны .</u>	. . 90
Анатомия и гистология	. . 90
Функциональный анализ .	. . 100
<u>Развитие рапаны</u>	. . 105
Эмбриональное развитие и строение личинки	. . 105
Функциональный анализ развития рапаны . .	. . 121
<u>Заключение .</u>	 124
<u>Литература .</u>	. . 126

Чухчин Владислав Дмитриевич
Функциональная морфология рапаны

Печатается по постановлению ученого совета
Института биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Редактор В. И. Середа
Художественный редактор Е. И. Лушпенко
Оформление художника Г. М. Балюна
Технический редактор В. И. Голиков
Корректор Т. Я. Губарь

БФ 03997. Зак. № **396** Изд. № 202. Тираж 550. Бумага № 2.
Формат бумаги 60х90¹/16. Печ. физ. листов 8,75. Условн. печ. листов
8,75. Учетно-изд. листов 8,82. Подписано к печати 12.УІ.1970 г.
Цена 83 коп.

Издательство "Наукова думка". Киев, Репина, 3.
Киевская книжная типография № 5 Комитета по печати при Совете
Министров УССР. Киев, Репина, 4.